Paris

ISSN 0181-0634

QK1
.B9223
1979
Sér.4
v.1

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

THE HECKMAN BINDERY, INC. N. MANCHESTER, INDIANA

MISSOURI BOTANICAL
JUL 31 1979
GARDEN LIBRARY

SECTION B

botanique

biologie et écologie
végétales
phytochimie

SERIE T. 1 1979 N° 1

Paru le 31 mars 1979

// BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeurs : P[rs] E.-R. Brygoo et M. Vachon.

Comité de rédaction : MM. et M[mes] M.-L. Bauchot, E.-R. Brygoo, J. Dorst, P. Dupérier, C. Dupuis, J. Fabriès, J.-C. Fischer, N. Hallé, J.-L. Hamel, S. Jovet, R. Laffitte, Y. Laissus, C. Lévi, D. Molho, C. Monniot, M. Vachon.

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle.* Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (année 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales — B : Botanique, biologie et écologie végétales et phytochimie — C : Sciences de la Terre, géologie et paléontologie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60.

— pour les **abonnements** et **achats au numéro,** au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 587-19-17.

Abonnements pour l'année 1979

Abonnement général : 640 F.

Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 490 F.

Section B : Botanique, biologie et écologie végétales et phytochimie : 100 F.

Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 130 F.

BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL
d'HISTOIRE NATURELLE

4e série

SECTION B

Botanique, Biologie et Écologie végétales, Phytochimie

Tome 1 — 1979

PARIS

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 5e

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **1**, 1979

Section B

SOMMAIRE

ARAUJO LIMA, C. — Voir SEVRIN-REYSSAC, J.

BILLET, D. — Voir HEITZ, S.

CARBONNIER, J., et A.-M. CAUWET-MARC. — Constituants du genre *Bupleurum* L. (Umbelliferae) : mise au point des connaissances actuelles.......................... nº 3 : 213-263

— Voir RAMIANDRASOA-LUONG, F.

CARDINAL, C. — Algues planctoniques du bassin de la Seine (à l'exception des Cyanophycées et des Diatomées).. nº 4 : 285-327

CAUWET-MARC, A.-M. — Étude cytophotométrique de l'ADN nucléaire chez quelques espèces du genre *Bupleurum* L. (Umbelliferae)................................ nº 1 : 53-63

— Connaissances caryologiques actuelles sur le genre *Bupleurum* L. (Umbelliferae) : nombres chromosomiques et nombres de base.......................... nº 3 : 191-211

— Voir CARBONNIER, J.

COSTA DE LIMA, I. — Voir SEVRIN-REYSSAC, J.

COUTÉ, A. — Cyanophycées planctoniques du bassin de la Seine............ nº 4 : 267-283

COUTÉ, A., et G. TELL. — Ultrastructure de la paroi de quatre espèces de *Pediastrum* Meyen (Chlorococcales, Hydrodictyaceae)..................................... nº 2 : 97-105

DUPÉRON, J. — Contribution à l'étude de *Boswellia sacra* : anatomie de la plantule et de la tige âgée... nº 3 : 171-189

DURGEAT, M. — Voir HEITZ, S.

ESTEVES, C. P. — Voir SEVRIN-REYSSAC, J.

GASPAR BIBAS, S. — Voir SEVRIN-REYSSAC, J.

GUÉDÈS, M. — Remarques sur le Mémoire de N. Hallé...................... nº 2 : 91-94

HALLÉ, N. — Essai de phyllotaxie dynamique interprétée comme primitive.... nº 2 : 71-91

HEITZ, S., M. DURGEAT et D. BILLET. — Constituants de *Tachiadenus longiflorus*. nº 1 : 65-67

JÖSSANG, P. — Voir RAMIANDRASOA-LUONG, F.

MACHADO, M. C. — Voir SEVRIN-REYSSAC, J.

MOLHO, D. — Voir RAMIANDRASOA-LUONG, F.

MONOD, Th. — Fruits et graines de Mauritanie (*suite*)........................ nº 1 : 3-51

— Les arbres à encens (*Boswellia sacra* Flückiger, 1867) dans le Hadramaout (Yémen du Sud). nº 3 : 131-169

MOTTA SCHUTZE, M. L. — Voir SEVRIN-REYSSAC, J.

RAMIANDRASOA-LUONG, F., P. JÖSSANG, J. CARBONNIER et D. MOLHO. — Réduction de la transpiration de la feuille d'orge sous l'effet d'un tranquillisant : le largactil..... nº 2 : 127

Sevrin-Reyssac, J., M. C. Machado, M. L. Motta Schutze, S. Gaspar Bibas, I. Costa de Lima, C. Araujo Lima et C. P. Esteves. — Biomasse et production du phytoplancton de la baie de Guanabara (État de Rio de Janeiro, Brésil) et du secteur océanique adjacent. Variations de mai à juillet 1978 .... nº 4 : 329-354

Tell, G. — Voir Couté, A.

Tixier, P. — Bryophytes exotiques (IV). Les Mousses et les limites du domaine des océans Indien et Pacifique .... nº 2 : 107-125

Dates de diffusion de la section B en 1979 :

1e trimestre : 26 juin 1979.
2e trimestre : 18 septembre 1979.
3e trimestre : 25 février 1980.
4e trimestre : 18 avril 1980.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, 1, 1979, section B (Botanique, Biologie et Écologie végétales, Phytochimie), nº 1

SOMMAIRE

Th. Monod. — Fruits et graines de Mauritanie (*suite*) 3
A.-M. Cauwet-Marc. — Étude cytophotométrique de l'ADN nucléaire chez quelques espèces du genre *Bupleurum* L. (Umbelliferae)........................ 53
S. Heitz, M. Durgeat et D. Billet. — Constituants de *Tachiadenus longiflorus*.. 65

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 1, 1979,
section B, n° 1 : 3-51.

Fruits et graines de Mauritanie (*suite*)[1]

par Théodore Monod *

Ce nouveau fascicule comprendra : diverses additions ou corrections aux précédents et une série de numéros nouveaux (172-257), typographiquement distingués des anciens (en italique).

Il a été préparé grâce aux récoltes effectuées en Mauritanie par l'auteur, en novembre-décembre 1976 et en mai-juin 1977. Plusieurs espèces intéressantes au point de vue biogéographique ont été recueillies, par exemple, dans l'Adrar.

I. Complément aux deux premiers fascicules (nos 1-171)

N° 8. **Andrachne telephioides** Linné, 1753 (fig. 1-4, 84-85).

Remarques. — Figurations supplémentaires (fr., gr.). La lame arrondie visible fig. 3 (détail fig. 4) semble appartenir au septum intercarpellaire, divisé en deux par une déhiscence septicide : chacun des deux demi-septa se partage lui-même en deux parties inégales suivant une ligne courbe, la partie inférieure restant attachée par son angle inféro-interne à la base de la collumelle. Voir fig. 84-85 et 86-87, la différence entre la graine d'*A. telephioides* et d'*A. gruveli*.

Références. — Vindt, 1953, I : fig. 5 C-D (fr.) ; Quézel et Santa, 1963, II : pl. 56/fig. 1773 (fr.).

Figures. — Th. M. 16145, Oued Agueni, Teguel, Adrar, 10-XII-1976.

N° 20. **Beta patellaris** Moquin-Tandon *in* DC., 1849 (fig. 5-7).

Remarques. — Figures complémentaires, à partir d'un spécimen frais (fr., gr. brun-noir).

Figures. — Th. M. 16194, usine des eaux, Dakhla, 28-V-1977.

1. Numéros 172-257. Pour les nos 1-116 et 117-171, voir *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 3e sér., 1974, n° 273, Écol. gén. 23 : 29-115, fig. 1-330 ; et 1977, n° 461, Bot. 32 : 73-127, fig. 3-203.

* *Laboratoire d'Ichthyologie générale et appliquée, Muséum national d'Histoire naturelle, 57 rue Cuvier, 75231 Paris Cédex 05.*

N° 123. **Cenchrus setigerus** Vahl, 1805 (fig. 8).

Remarques. — Figuration complémentaire, pour les soies antrorses de l'involucre, à comparer avec les soies rétrorses de *Cenchrus biflorus* (fig. 126).

Figure. — Th. M. 15847 bis, Oued Oum le-Mhar, Adrar, 3-XII-1975.

N° 35. **Cleome africana** Botschantzev, 1964 (fig. 9-10).

Remarques. — Figures complémentaires (fr., gr. pour montrer l'indument, en lanières, de celle-ci).

Figures. — Th. M. 16119, Azougui, cour d'une maison, Adrar, 8-XII-1976.

N° 126. **Cleome brachycarpa** Vahl *ex* DC., 1824 (fig. 11-12).

Remarques. — Figures complémentaires (fr., avec grains de sable agglutinés, gr. brun orangé clair).

Figures. — Th. M. 16108, falaise de la guelta de Queddi, Teguel, Adrar, 8-XII-1976.

N° 125. **Chenopodium murale** Linné, 1753 (fig. 13-14).

Remarques. — Nouvelles figures (fr., gr.).

Figures. — Th. M. 16183, cour Résidence, Nouadhibou.

N° 53. **Euphorbia granulata** Forssk., 1775 (fig. 345-348).

Remarques. — Figures complémentaires (fr., gr.).

Référence. — N. El Hadidi, 1973, fig. 1 C (gr.).

Figures. — Th. M. 15539, Oued Tachrakète, Adrar, 6-I-1974 (fig. 348) et 15579, env. de Ouadane, 11-I-1974 (fig. 345-347).

N° 56. **Farsetia aegyptia** Turra, 1765.

Remarques. — Au 3e paragraphe des « Remarques », p. 45, lire : *F. aegyptia* (et non : *aegyptiaca*).

N° 58. **Ficus gnaphalocarpa**, cf. p. 15 et fig. 316-319.

N° 62. **Grewia tenax** (Forssk., 1775) Fiori, 1912 (fig. 15).

REMARQUES. — Nouvelle figure d'un fruit quadruple.

FIGURE. — Th. M. 16051, environs de Nouakchott, 2-XII-1976.

N° 64. **Heliotropium bacciferum** Forssk., 1775 (fig. 16-24).

REMARQUES. — La figure 93 *du haut* est en réalité la figure 92.

L'étendue de la variation observée dans les nucules de cette espèce est telle que l'on pourrait même se poser la question de la conspécificité de certains taxas infra-spécifiques.

Dans l'Adrar, on observe, comme ailleurs semble-t-il, deux types bien différents de fructifications.

Le cas le plus simple est celui (1974, fig. 77-78 et 92-93) où le tétrakène est demeuré typique, avec 4 nucules distinctes, accolées mais bien séparées : c'est la ssp. *bacciferum* Sauvage et Vindt, 1954.

Mais on a aussi des diakènes où les nucules se trouvent soudées 2 à 2, et séparées par une cloison (1974, fig. 75-76, 79, 91), la surface d'accolement des 2 diakènes étant sur ses bords nervurée-carénée (f. *eu-erosum* Maire, 1934) (fig. 79) et même, à la limite, ailée (f. *kralikii* (Pomel) Maire, 1931) (fig. 75-76, 91).

Il s'agit alors de la ssp. *erosum* (Lehmann, 1818 *ut sp.*) *fide* Maire et Sauvage et Vindt (1954 : 72) bien que la diagnose de LEHMANN, concernant une plante de Ténérife (1818 : 54-55) parle de : « *Nuces quatuor, quorum duae saepe aboriuntur, subrotundae, lateribus interioribus compressae, exteriore latere connexae, glabrae* » : dans la ssp. *erosum* sensu Maire, il y a 2 nucules doubles par soudure.

Les boursouflures spongieuses de certains nucules, d'origine inconnue (parasitaire ?) sont sans valeur systématique (SAUVAGE et VINDT, 1954 : 71 ; MATHEZ et SAUVAGE, 1975 : 166).

Ces derniers auteurs seraient portés à douter de la valeur des sous-espèces *bacciferum* et *erosum* qui ne présenteraient pas de particularités écologiques. Il est exact qu'ailleurs aussi (Mauritanie p. ex.), on trouve les deux sous-espèces dans les mêmes biotopes, mais d'autre part, il serait nécessaire de rechercher une fois s'il existe des transitions entre tétrakènes et diakènes.

FIGURES. — Th. M. 16152, haut Oued Agueni, plateau du Teguel, Adrar.

1. — ssp. *bacciferum* Sauvage et Vindt, 1954 (= *eu-undulatum* Maire, 1934)
   a) var. *crispum* (Desf., 1798) Maire 1934.
   b) var. *maroccanum* (Lehm., 1818) Ball, 1878 avec une f. *stenophyllum* Maire, [Contr. 2518]
2. — ssp. *antiatlanticum* (Emberger *apud* Maire, 1932 [Contr. 1291]) Maire, 1934.
3. — ssp. *erosum* (Lehm., 1818) Maire, 1931 [Contr. 1080]
   a) var *eu-erosum* Maire, 1934
   b) var. *kralikii* (Pomel, 1874)[1] Maire, 1931 [Contr. 1080]
   c) var. *monodianum* Maire, 1937 [Contr. 2308]

1. *Bourjotia kralikii*, p. 89-90.

N° 73. **Limeum indicum** Stocks *ex* Edgeworth, 1862 (fig. 30-37).

Remarques. — Figures complémentaires (fr., gr., brune à maturité). On se demande pourquoi Andrews (I, 1950 : 94) écrit : « petals absent », alors que Chevalier (1938 : 328) spécifie : « pétales dentés à l'extrémité » ; c'est ce dernier qui a raison, les pétales, bien que très petits, existent (fig. 37) mais l'on prendra garde à ne pas les confondre avec la base dilatée, denticulée et persistante, des filets stamineux (fig. 36).

Figures. — Th. M. 16059, Inchiri, sur la piste Akjoucht-Atar, 6-XII-1976.

N° 76. **Lotus jolyi** Battandier, 1900 (fig. 41).

Remarques. — Nouvelle figuration (fr.).

Figure. — Th. M. 16128 bis, Oued Oum le-Mhar, plateau du Teguel, Adrar, 9-XII-1976.

N° 71. **Lavandula stricta** Delile, 1813 (fig. 25-29).

Remarques. — Figures complémentaires (fr.). La nucule mûre exsude, mouillée, un abondant mucilage adhérant fortement au support.

Références. — Grubert (1974 : 377-378, cf. aussi 464) fournit de nombreuses références sur la myxospermie dans le genre *Lavandula*.

Figures. — Th. M. 16103, falaise de la guelta de Queddi, plateau du Teguel, 8-XII-1976 (ar. : *snan el atrous*).

N° 97. **Salsola baryosma** (Schult., 1826) Dandy *ex* Andrews, 1950 (fig. 45-50).

Remarques. — Nouvelles figures (fr. (rouges), gr.).

Figures. — Th. M. 16172, Aguerguer, au nord de Nouadhibou, 17-XII-1976 et 16288, pointe nord de l'île Tidra, 4-VI-1977.

N° 143. **Indigofera sessiliflora** DC., 1825 (fig. 38-40).

Remarques. — Nouvelles figures (fr., gr.).

Figures. — Th. M. 16106, sable devant la falaise de la guelta de Queddi, Teguel, Adrar, 8-XII-1976 (fl. rouges).

N° 144. **Hyoscyamus muticus** Linné, 1777, ssp. **falezlez** (Cosson, 1864) Maire, 1933.

Remarques. — Fourment et Roques (1936, fig. p. 20 : gr.).

N° 155. **Morettia philaeana** (Delile, 1813) DC., 1821.

Remarques. — L'aire de l'espèce a été cartographiée par Lebrun (1977 : 37-39, carte 6, p. 41).

N° 158. **Pulicaria undulata** (Linné, 1767) (fig. 42-44).

Remarques. — Nouvelle figure (fr.). L'échantillon est petit et son identification peut-être pas absolument certaine.

Figures. — Th. M. 16064, Yaghref, Adrar, 6-XII-1976.

N° 162. **Sonchus oleraceus** Linné, 1753 (fig. 300).

Remarques. — Figure complémentaire ; l'espèce devrait-elle s'appeler *S. laevis* Linné, 1753 (*ut var.*) ? Voir à ce sujet Le Jolis (1897-1900).

Figure. — Th. M. 16185, cour de la Résidence, Nouadhibou, 28-V-1977.

N° 164. **Sporobolus robustus** Kunth, 1832 (fig. 54-55).

Remarques. — Nouvelles figures (épillet, fr.).

Figures. — Th. M. 16099, falaise suintante à la guelta d'Ilij (rive droite), Teguel, Adrar, 8-XII-1976.

N° 108. **Traganum moquini** Webb *ex* Moq. *in* DC., 1849 [1] (fig. 56-61).

Remarques. — La figure publiée pour le n° 108 était unique, insuffisante et, de plus, l'échantillon provenait non de Mauritanie mais des îles du Cap Vert ; je puis maintenant fournir des images complémentaires, d'après des spécimens mauritaniens. La paroi du fruit est couverte de petits éléments blanchâtres.

Figures. — Th. M. 16176 (fig. 56-57), plage d'El Maharat, sous les « tours bleues », Nouadhibou, 27-V-1977 et 16293 (fig. 58-61), Ras Tafarit, 4-VI-1977.

N° 113. **Zaleya pentandra** (Linné, 1762) Jeffrey, 1960 (fig. 67-69).

Remarques. — Nouvelles figures (fr.).

Figures. — Th. M. 16066, Yaghref, Adrar, 6-XII-1976.

1. Le basionyme est attribué à : « Webb ! phytogeogr. canar. suppl. ined. ».

N° 115. **Zygophyllum simplex** Linné, 1767 (fig. 62-65).

Remarques. — Nouvelles figures (fr., gr.).

Références. — Killian (1947, fig. 3-4 : fr.).

Figures. — Th. M. 16032, reboisements nord, Nouakchott, 12-XI-1976.

N° 116. **Zygophyllum waterlotii** Maire, 1957 (fig. 70-80).

Remarques. — Ozenda et Quézel (1956 : 64-71) acceptent pour l'Afrique du Nord et le Sahara six espèces de *Zygophyllum* vivaces et en donnent (p. 66 et 68) une clef où *Z. cornutum* figure deux fois avec des caractères différents, la seconde mention « *Z. cornutum* » (ligne 13, du bas) devant se lire *Z. geslini.* Les auteurs reconnaissent qu'entre les *Z. gaetulum, geslini, album, fontanesii* et *waterlotii* « il semble exister divers termes de passage », tandis que « des variétés ambiguës ont été souvent signalées » : *Z. geslini* serait-il un hybride fixé *album* x *gaetulum*, de même que *Z. waterlotii* pour *gaetulum* x *fontanesii* ? En fait, il subsisterait alors trois espèces « bien distinctes » seulement : *Z. album, Z. gaetulum, Z. fontanesii,* avec des aires géographiques « presque entièrement séparées ».

Sur le littoral saharien atlantique, on signale côte à côte *Z. fontanesii* et *Z. waterlotii* : les deux espèces sont-elles bien distinctes ?

En 1937 (p. 348) Maire décrit de Port-Etienne, etc., un *Z. Waterlotii* [1] : « Ab affini *Z. gaetulo* Emb. et Maire differt fructibus *linearibus apice rotundatis* (nec incrassatis nec lobatis), usque ad basim 5-costatis. A *Z. Fontanesii* Webb recedit fructu lineari villoso (nec subgloboso glabro) ». Le *Z. ifniense* Caballero tenu par Ozenda et Quézel pour un synonyme de *Z. waterlotii* (alors qu'étant de 1935, l'espèce serait plutôt *Z. ifniense* = *Z. waterlotii*), est cité à part par Maire (1937 : 348) qui en fait tout au plus une variété de *Z. gaetulum* dont il aurait « tous les caractères » et « en particulier les fruits », mais dont les pétales (frais ? secs ?) seraient jaunes *fide* Caballero.

En 1939 (p. 336) Maire crée deux variétés pour *Z. waterlotii* : *dolichocarpum*, le type, et *abbreviatum*, du Cap Blanc, avec le type, à fruits de 7-8 × 4 mm ; l'auteur ajoute : « Ad *Z. Fontanesii* Webb hac nota vergit, a qua differt fructus faciebus rectis (nec valde convexis) et fructu plus minusve piloso (nec glaberrimo) ».

D'après la figure 8 d'Ozenda et Quézel (1956) les *Z. Fontanesii, gaetulum* et *Waterlotii* ont des fruits nettement distincts : globuleux, arrondis au sommet (*fontanesii*), plus de deux fois plus long que large, à sommet fortement lobé (*gaetulum*), cylindriques, à bords parallèles, une fois et demie à trois fois plus longs que larges (*waterlotii*).

Mathez et Sauvage (1975 : 154) reconnaissent qu'il existe entre *Z. gaetulum* et *waterlotii* « tous les intermédiaires ».

Sur le terrain, disons la région du Cap Blanc - Banc d'Arguin, par exemple, les choses ne semblent pas si simples.

Sans être cylindriques et à bords parallèles, certains fruits (16303, fig. 70-71) répondent

1. Qu'Ozenda et Quézel (1956 : 71) ont écrit *Waterlottii.*

encore assez bien à la définition de *Z. waterlotii*, mais des fruits jeunes (16205, fig. 73-75) ont un apex lobé, mais un même numéro (16257) présente un fruit très jeune à bords parallèles (fig. 72) et des fruits plus âgés (fig. 77-80) à bords convexes et rejoignant parfois (fig. 78) l'aspect globuleux qui serait un caractère de *Z. fontanesii*. Sans doute, tous les fruits examinés sont tomenteux et, pour la série 16257, verruqueux-papilleux, alors que *Z. fontanesii* aurait (*fide* Maire) une capsule glabre.

II. Numéros 172-257

N° 172. **Amaranthus muricatus** Gillies *ex* Moq. *in* DC., 1849 (fig. 81-83).

Remarques. — Adventice (Argentine).

Figures. — Th. M. 16307, Cansado, rudéral, 5-VI-1977.

N° 173. **Andrachne Gruveli** Daveau, 1905 (fig. 86-87).

1905. *Andrachne Gruveli* Daveau : 13-14, pl. II — « Nouakchott et Marsa ».
1908. *Andrachne Gruvelii* : *Fedde Rep.*, V, 1908 : 190-191.
1908. *Andrachne Gruveli* : Bonnet : 24.
1911. *Andrachne Gruveli* : Bonnet : 24.
1915. *Andrachne Gruvelii* : Bonnet et Pellegrin : 466.
1922. *Andrachne Gruvelii* : Pax & Hoffmann, *Pflanzenreich*, IV.147.XV, 1922 : 177.
1931. *Andrachne Gruvelii* : Pax & Hoffmann, *Natürl Pfl. Fam.*, 4, 19 C, 1931 : 66.
1960. *Andrachne Gruvelii* : Vindt : 229, 230, 232, 235-236, 459.

Remarques. — Le genre *Andrachne* ne semble figurer ni dans la *Flora of West tropical Africa*, ni dans la Flore illustrée du Sénégal du R. P. Berhaut (III, 1975), ni dans Lebrun, Énumération des plantes vasculaires du Sénégal (1973), ni dans Peyre de Fabrègues et Lebrun, Catalogue des plantes vasculaires du Niger (1976), ni dans Lebrun, Andru, Gaston et Mosnier, Catalogue des plantes vasculaires du Tchad méridional (1972), ni pour Gillet dans l'Ennedi (1968), etc. Il appartient sans doute à la flore méditerranéenne et saharienne, mais *A. Gruveli* étant connu du sud de la Mauritanie, l'espèce devra être recherchée dans le Sahel, au moins sur sa lisière nord, en prenant soin de bien distinguer l'espèce d'une autre, beaucoup mieux connue, *A. telephioides*.

Daveau écrivait dès 1905 (p. 14) : « La structure du testa des graines [costulé], celle des jeunes rameaux à angles spinuleux, la forme des glandes des fleurs ♀ aussi bien que celle des fleurs ♂, les sépales à large marge hyaline, séparent très nettement cette espèce de l'*Andrachne telephioides* dont elle a le port. »

Vindt devait en 1960 (p. 459) confirmer cette opinion : « Cette espèce, de la même section qu'*A. telephioides*, qui existe également en Mauritanie (Adrar), s'en distingue principalement par ses graines munies dans le dos de 4-6 fines stries longitudinales et de quelques séries concentriques sur chacune des deux faces ; par la forme de ses glandes florales... On a vu d'autre part que l'anatomie de ces deux plantes est très différente. »

Le même auteur, en effet, signalait (*ibidem*, p. 231) que « *A. Gruvelii* s'écarte notable-

ment des espèces marocaines, en particulier par la présence de collenchyme sous-épidermique et l'absence de parenchyme subpalissadique dans la tige, par les épidermes foliaires à cellules subisodiamétriques à membranes latérales non ou peu sinueuses et souvent par la présence, dans les parenchymes, de cristaux d'oxalate de calcium » et ajoutait (p. 231) que chez *Andrachne* « il n'y a pas de cristaux, sauf chez *A. Gruvelii* ».

L'espèce ne semble connue que de quelques localités de la Mauritanie méridionale atlantique : Aïn-Khachna, Chudeau coll., 21-XII-1910 ; Agamoun, Chudeau coll., 29-I-1908 ; Nouakchott ; Marsa ; entre Jder et Nouakchott. C'est par erreur qu'elle a été citée du Maroc par Pax & Hoffmann (1922, 1931).

L'espèce est à rechercher en Mauritanie. Je reproduis ici la diagnose de Pax & Hoffmann (1922 : 177) inspirée de celle de Daveau, très légèrement abrégée et à certains égards plus claire : « *Glaucocinerea, ramulosa ; rami procumbentes, primum tenuiter tri-angulati et ad angulos nitide et subtiliter aspero-subdentati, demum cylindrici. Folia pallida, breviter petiolata, ovato-orbiculata, margine subincrassata, supra laeviuscula, subtus rugulosa. Flores in axillis solitarii vel gemini, pedicellis petiolum tantum superantibus. Sepala ovato-lanceolata, late albo-marginata ; disci glandulae ♂ carnosae, rotundatae, ♀ cohaerentes, annulum irregularem formantes. Capsula glabra. Semina fusca.* »

Références. — Daveau, 1905, pl. II/1-2 (fr.) et II/5 (gr.).

Figures. — Muséum (P) entre Jder et Nouakchott, (Chudeau coll., 1908).

N° 174. **Arthrocnemum indicum** (Willd., 1771) Moq., 1840 (= *Salicornia glauca* Delile, 1813) (fig. 88-91).

Remarques. — Graine brun-noir luisant.

Références. — Maire, Fl. Afr. N., VIII, 1962, fig. 941/D-E (gr.).

Figures. — Th. M. 16299, lagune au Cap Blanc, 5-VI-1977.

N° 175. **Aster squamatus** (Sprengel, 1826) Hieron. *in* Sodiro, 1900 [1] (= *Conyzanthus squamatus* (Sprengel) Tamamshian, 1959) (fig. 136-137).

Remarques. — Introduit (Amérique centrale et du Sud) ; tend à se naturaliser dans le sud-ouest de l'Europe et l'Afrique du Nord (Quézel et Santa, II, 1963 : 925 et Fl. Europaea, 4, 1976 : 115).

Références. — Quézel et Santa, II, 1963, pl. 92 (n° 2728) (fr.) et Zahariadi, *Ann. Mus. Goulandris*, 3, 1977 : 81-83, fig. I (1-3) (fr.).

Figures. — Th. M. 16190, jardin public, Dakhla, 28-V-1977 (J.-P. Lebrun *det.*).

N° 176. **Atriplex glauca** Linné, 1763 (fig. 93-99).

Figures. — Th. M. 16306, Cansado, près Nouadhibou, 5-VI-1977.

1. *Bot. Jahrb.*, 29, Heft 1, 22 mai 1900 : 19.

N° 177. **Atriplex semibaccata** R. Br., 1810 (fig. 87, 95-100).

Remarques. — Adventice, d'origine australienne.

Figures. — Th. M. 16204, Taorta, env. 12 km au nord de Dakhla, 29-V-1977.

N° 178. **Avena** sp. (fig. 106-107).

Figures. — Th. M. 16249, Taorta, près Dakhla, jardin, 31-V-1977.

N° 179. **Avicennia africana** P. Beauv., 1809 (fig. 108-110).

Remarques. — Si la même espèce existe sur les deux rives de l'Atlantique, alors elle devrait se nommer *A. germinans* (L., 1759) L., 1764 *p.p.* car *A. nitida* Jaq. est de 1760 ; d'après Little (1961), *A. germinans* L., 1764, serait non une *comb. nov.* mais un « illegitimate new name ». On trouvera des détails intéressants sur l'anatomie du fruit et la germination de l'espèce ouest-africaine dans un article de Trochain et Dulau (1942).

Figures. — Th. M. 16283, pointe nord de l'île Tidra, Banc d'Arguin, 4-VI-1977.

N° 180. **Azidarachta indica** A. Juss., 1830 (fig. 111-112).

Figures. — Th. M. 16165, Nouakchott, jardin du Musée, 14-XII-1976 (cultivé).

N° 181. **Beta vulgaris** Linné, 1753 (fig. 113-116).

Figures. — Th. M. 16231 et 16232, Taorta, env. 12 km au nord de Dakhla, 28-V-1977.

N° 182. **Caesalpinia pulcherrima** (Linné, 1753) Swartz, 1761 (fig. 120-122).

Figures. — Th. M., s.n., Dakhla, jardin.

N° 183. **Cenchrus biflorus** Roxburgh, 1820 (fig. 124-126).

Remarques. — Spinulation des soies de l'involucre retrorses (antrorses chez *C. setigerus*, cf. fig. 8).

Figures. — Th. M. 16128, Tesegmes, Oued le-Mhar, Teguel, Adrar, 9-XII-1976.

N° 184. **Cenchrus ciliaris** Linné, 1771 (fig. 117-119, 123).

Remarques. — De petits nodules de matière sucrée blanche sur les épillets (origine : Insecte ?).

Figures. — Th. M. 16127, Tesegmes, Oued le-Mhar, Teguel, Adrar, 9-XII-1977.

N° 185. **Chenopodium ambrosioides** (Linné, 1753) (fig. 130-133).

Remarques. — Graine horizontale, luisante.

Figures. — Th. M. 16250 bis, Taorta, env. 12 km au nord de Dakhla, cultures, 31-V-1977.

N° 186. **Chenopodium** sp. (fig. 127-129).

Figures. — Th. M. 16304, Cansado, près Nouadhibou, 5-VI-1977.

N° 187. **Cleome scaposa** DC., 1824 (fig. 134-135).

Figures. — Th. M. 16148, Oued Agueni, plateau du Teguel, Adrar, 10-XII-1977.

N° 188. **Corbichonia decumbens** (Forsskål, 1775) Exell, 1935 (fig. 138-141).

Remarques. — Chevalier (1938 : 318) dit : « pétales nuls » et Täckholm (1974 : 72) : « petals absent », mais Andrews (1950, I : 91) : « petals present united at the base ». Friedrich (1966 : 4) propose une solution au problème. « Staminoden auffällig kronblattartig, 15-20, zart und bald hinfällig, so lang wie die Blütenhülle, am Grunde mit den Staubblättern zu einem Ring verwachsen » ; le même auteur, pour la famille des Molluginaceae, écrit : « Krone fehlend oder nur staminodial ausgebildet ». Qu'il s'agisse de pétales ou de staminodes, il existe une sorte de « corolle », très fragile, caduque, soudée à la base, et dont les lobes laissent entre eux des fentes à travers lesquelles on peut apercevoir des anthères (fig. 140) ; ces pièces sont ici rose-carmin vif. Des parties du calice peuvent être lavées de rose ; les graines mûres sont noires.

Figures. — Th. M. 16149, haut oued Agueni, Teguel, Adrar, 10-XII-1976.

N° 189. **Cyperus laevigatus** Linné, 1771 (fig. 142-145).

Figures. — Th. M. 16088, Khenig Teguel, Adrar, 7-XII-1977 (J. Raynal *det.*).

N° 190. **Cyperus crassipes** Vahl, 1805. (= *C. maritimus* Poir. *in* Lam., 1806) (fig. 146-150).

Figures. — Th. M. 16046, Nouakchott, dune littorale, 28-XI-1976 (J. Raynal *det.*).

N° 191. **Echiochilon chazaliei** (Boissieu, 1896) Johnston, 1924 (fig. 151-155).

1896. *Lithospermum Chazaliei* Boissieu : 219 et 220. Cap Blanc (Comte de Dalmas *coll.*).
1908. *Leurocline mauritanica* : Bonnet : 403. Cap Blanc.

1909. *Leurocline mauritanica* : Bonnet : 19, pl. II. Cap Blanc.
1911. *Leurocline mauritanica* : Bonnet : 19, pl. II. Même texte que le précédent.
1911*a*. *Leurocline Chazaliei* : Bonnet : 38.
1911. *Leurocline mauritanica* : *Fedde Rep.*, IX : 496.
1914. *Leurocline mauritanica* : d'Almonte : 221.
1920. *Leurocline Chazaliei* : Chevalier : 452.
1924. *Echiochilon Chazaliei* : Johnston : 50.
1935*a*. *Echiochilopsis coerulea* Caballero : 10-11, pl. II (*a-j*). Sables littoraux : Ifni, Cap Juby.
1936. *Echiochilon Chazaliei* : Maire : 249-250. Sud Marocain (Aourioura).
1938. *Echiochilon Chazaliei* : Zolotarevsky & Murat : 65. Cap Blanc.
1938. *Echiochilon Chazaliei*, f. *pallidiflorum* (le type) et f. *coeruleum* Maire : 437. Cap Blanc et Aourioura (Sud Marocain).
1939. *Echiochilon Chazaliei* : Murat : 141. Imrikli (station non littorale !).
1939*a*. *Echiochilon Chazaliei* : Murat : 64.
1940. *Echiochilon Chazaliei* : Monod : 204. Presqu'île du Cap Blanc.
1948. « *Echiochilon Chazaliei* Johnston » : Guinea : 415.
1949. *Echiochilon Chazaliei* : Guinea : 682, 697, 779. Bas Dra et Imrikli.
1954. *Echiochilon Chazaliei* : Sauvage et Vindt : 116-117, fig. 21 (nº 2460) et 36 (nº 2460 A-B), avec les f. *pallidiflorum* et *coeruleum*. Ifni à embouchure du Dra.
1958. *Echiochilon Chazalianum* (sic) : Ozenda : 394, fig. 143 (3 fig.).
1959. *Echiochilon Chazaliei* : Faurel et Dubois : 315, 318-321, fig. *c* 1-*c* 3 et *m* 1- *m* 2 (le type : var. *Chazaliei* et var. *Murati*).
1975. *Echiochilon Chazaliei* : Mathez et Sauvage : 167. Littoral de la Province de Tarfaya, Sud-Marocain.
1977. *Echiochilon Chazali* : Ozenda : 394 et 395.
1977. *Echiochilon chazaliei* : Ozenda : 577, (fig. 143 *bis*, *p. parte*) (le basionyme attribué à « Boissier »).

Figures. — Th. M. 16169, Aguerguer, presqu'île du Cap Blanc, au nord de Nouadhibou, 17-XII-1976.

Nº 192. **Eleocharis atropurpureum** (Retz., 1789) Presl, 1828 (fig. 156).

Figure. — Th. M. 16150, Aouinet Eske, plateau du Teguel, Adrar, 10-X-1976 (J. Raynal *det.*).

Nº 193. **Elionurus royleanus** Nees *ex* Rich., 1851 (fig. 157-159).

Figures. — Th. M. 16081, plateau du Teguel, au-dessus de l'Oued el Halfe, Adrar, 7-XII-1976.

Nº 194. **Euphorbia forsskalii** J. Gay *in* Webb et Berthelot, 1847 [1] (= *E. aegyptiaca* Boiss., 1860) (fig. 341-344, 349-351).

Références. — N. El Hadidi, 1973, fig. 2*a* (fr.) et 1*b* (gr.) ; Berhaut, Fl. ill. Sénégal, 3, 1975, pl. p. 440 (fr.).

1. *E. forskålii* J. Gay, *in* P. Barker-Webb et Sabin Berthelot, Hist. nat. Iles Canaries, III, 2e partie, Phytogéogr. canar., section III, 1836-50 [1847] : 240-243.

Figures. — Th. M. 15862, Oued Oum-le-Mhar, plateau du Teguel, Adrar, 3-XII-1975 (fig. 341-342), 15891, Oued Ilij, plateau du Teguel, Adrar, 4-XII-1975 (fig. 349-351) et 15972, cultures à Ouadane, 11-XII-1975 (fig. 343-344) (N. El Hadidi *det.*).

Je dois à l'amabilité du Dr. M. Nabil El Hadidi l'identification de mes trois Euphorbes prostrées. La détermination des espèces de la section *Anisophyllum* reste très délicate et les clefs ne sont pas toujours très claires : est-il bien apparent d'après les photographies d'El Hadidi (1973, fig. 1) que *hirta*, *chamaesyce*, *inaequilatera* aient des graines simplement « rugose », tandis que seules celles de *prostrata* seraient « transversaly wrinkled » ? On note, d'autre part, que *granulata*, poilue, a une var. *glabrata* Boiss., 1862, et une var. *glaberrima* Boiss., 1862.

Je ne suis pas convaincu que l'ornementation des graines soit ici d'un bien grand secours ; il ne semble pas y avoir de différences importantes dans le dessin lui-même (ondulations transversales plus ou moins importantes), mais le « grain » mériterait d'être noté : chez mes *forskalli* il est nettement plus gros, avec de véritables microgranules saillants, que chez *granulata* et *inaequilatera*.

Dans les trois espèces que j'ai examinées, la graine est orangé à brun sous une sorte de revêtement blanc-gris, fragile et qui peut être caduc.

N° 195. **Euphorbia dracunculoides** Lam., 1786 (fig. 160-162).

Référence. — Vindt, 1953 : 112-113, fig. 48, A-P (fr., gr.).

Figures. — Sidi Mokhtar ould Bontemps *coll.*, Adrar, probablement Atar ou environs.

N° 196. **Euphorbia inaequilatera** Sonder, 1850 (fig. 352-355).

Référence. — N. El Hadidi, 1973, fig. 1 f (gr.) et 26 (fr.).

Figures. — Th. M. 15539 bis, Khenig Tamazgat, falaise d'El Beyyed, Adrar, 6-I-1974 (N. El Hadidi *det.*).

N° 197. **Fagonia latifolia** Delile, 1813 ssp. **isotricha** (Murbeck, 1897, *ut sp.*) Ozenda et Quézel, 1956 (fig. 163-165).

Figures. — Th. M. 16082, Guelta Twerigat el Foqani (= Twerigat Manyara), Teguel, Adrar, 7-XII-1976.

Le genre *Ficus* dans l'Adrar

Il y a dans l'Adrar trois espèces de *Ficus*, représentées par quelques exemplaires seulement, toujours situés dans des stations écologiquement très particulières, à proximité de l'eau d'une source ou d'une guelta, au fond d'un canyon encaissé, ce qui laisse à penser qu'il pourrait s'agir plutôt de « pionniers », nés de graines venues du sud et germées à la faveur de conditions favorables, que de « reliques » : mais l'hypothèse rélictuelle ne saurait

se voir exclue et dans ce cas ces quelques spécimens seraient les survivants d'une population plus abondante dans une période humide antérieure. Comment trancher entre ces deux possibilités ?

L'identification de deux de ces espèces pose des problèmes ; pour la troisième, il ne s'agit que de précisions nomenclatoriales et je commencerai par cette dernière.

N° 58. **Ficus gnaphalocarpa** (*quoad sp.*) Steudel (*ex* Miq., 1848) A Rich., 1850 (fig. 316-319).

Ficus gnaphalocarpa Steudel, *Pl. Abyss. Schimper.*, II, 874 (*in sched.*).
1848. *Sycomorus gnaphalocarpa* Miquel : 113.
1849. *Sycomorus gnaphalocarpa* : Miquel : 125, pl. II B (*Ba-f*) (fl., fr.).
1850. *Ficus gnaphalocarpa* : A. Richard : 270.
1911. *Ficus* (*Sycomorus*) *gnaphalocarpa* : Mildbraed & Burret : 190-191.
1916. *Ficus gnaphalocarpa* : Hutchinson : 104-105.
1928. *Ficus Sycomorus* : Jumelle : 21. Tagant (Garaouel, où il serait introduit).
1932. *Ficus Sycomorus* : A. Chevalier : 883. Mauritanie, d'après Jumelle.
1948. *Ficus gnaphalocarpa* : Lebrun et Boutique : 119-120.
1950. *Ficus gnaphalocarpa* : Aubréville : 342, pl. 70, fig. 2.
1952. *Ficus gnaphalocarpa* : Andrews : 265.
1952. *Ficus gnaphalocarpa* : Monod : 426. Adrar (Terjit).
1953. *Ficus gnaphalocarpa* : Sauvage : 15. Mauritanie : Afollé (Guelta d'Oum le-Mhar) et Adrar (Terjit).
1958. *Ficus gnaphalocarpa* : *Flora W. Trop.Afr.*, 2nd ed., I, 2 : 606.
1967. *Ficus gnaphalocarpa* : Berhaut : 227.
1976. *Ficus sycomorus* : Peyre de Fabrègues et Lebrun : 210.

Remarques. — L'identification du binom est difficile à cause des incertitudes portant sur les dates de publication du *Tentamen* de Richard : le tome 2 (de la Botanique, = V de l'ouvrage) semble dater de 1850, comme l'admet Stafleu (Taxonomic Lit., 1967 : 393) [1] et d'ailleurs l'auteur y cite *Sycomorus gnaphalocarpa* Miquel, 1848.

Le *Ficus sycomorus* cité de Mauritanie par Jumelle et Chevalier est très certainement *F. gnaphalocarpa* ; d'ailleurs, si les deux espèces sont le plus souvent tenues pour bien distinctes, en particulier par la disposition des réceptacles, d'autres mettent *F. gnaphalocarpa* en synonymie avec *F. sycomorus*.

La seule station connue dans l'Adrar est celle de la source de Terjit, un peu au sud d'Atar ; on remarque en général les deux plus gros arbres situés à la source même, mais à mon dernier passage à Terjit (11-XII-1976), j'ai compté six à huit exemplaires : deux sur la rive droite du ruisseau, un gros à la source (rive gauche), deux bien distincts le long de la falaise rive gauche un peu en aval, enfin un peu plus loin dans la même direction, un groupe de trois tiges pouvant représenter soit un seul individu ramifié, soit trois spécimens juxtaposés.

1. Pritzel (*Thesaurus...*, ed. nov., 1872 : 262) donne : 1851, et Sherborn & Woodward (*Ann. Mag. nat. Hist.*, (7), 8, 1901 : 162) songeraient à : 1850-1851. On trouve dans la Notice historique sur M. Achille Richard, Séance publique de rentrée, Soc. impr. et centrale d'Agric., 8 nov. 1854, p. 16, l'inquiétante indication : « Le second volume n'a été terminé qu'en 1854, peu de temps avant la mort de notre confrère ».

J'ai récolté le 11-XII-1976 dans les figues de Terjit de nombreux spécimens ♂ et ♀ (Th. M. 16163) de l'Agaoniné *Sycophaga silvestrii* Grandi (1915 : 239-243, fig. XXXIV-XXXV, dans les réceptacles de « *Ficus ferruginea* », Hann, près Dakar).

Figures. — Th. M. 16155, Terjit, 11-XII-1976.

N° 198. **Ficus abutilifolia** (Miquel, 1848) Miquel, 1867 (fig. 309-315).

1848. *Urostigma abutilifolium* Miquel : 551.
1849. *Urostigma abutilifolium* : Miquel 133-134, pl. III (*a*, *aa*, *b-d*) (fl., fr.).
1867. *Ficus abutilifolia* : Miquel : 288.
1905. *Ficus* (*Urostigma*) *discifera* Warburg, 210-211.
1911. *Ficus Kerstingii* Warburg *in sched. ex* Mildbraed & Burret : 215.
1911. *Ficus abutilifolia* : Mildbraed & Burret : 214-215.
1911. *Ficus discifera* : Mildbraed & Burret, : 215.
1916. *Ficus abutilifolia* : Hutchinson : 191.
1916. *Ficus Kerstingii* : Hutchinson : 192-193.
1916. *Ficus discifera* : Hutchinson : 196-197.
1940. *Ficus* sp., Monod : 97, fig. 2-3. Mauritanie : Adrar (Guelta d'Ilij, Th. M. 393) et Tagant (guelta de Matmata, Th. M. 162-162 bis).
1950. *Ficus discifera* : Aubréville : 346, pl. 70, fig. 2-3.
1950. *Ficus Kerstingii* : Aubréville : 346, pl. 70, fig. 1.
1951. *Ficus Kerstingii* : Sauvage : 7. Mauritanie : Adrar (« Azougui »[1], Bruneau de Miré 251) et Tagant (Matmata).
1952. *Ficus Kerstingii* : Monod : 426. Mauritanie : Adrar (guelta d'Ilij, Th. M. 393).
1952. *Ficus abutilifolia* : Andrews : 272.
1953. *Ficus Kerstingii* : Sauvage : 15. Mauritanie : Tagant (El Kheddia), Assaba (Galoula), Afollé (Oum le-Mhar).
1954. *Ficus Kerstingii* : Monod : 20. Mauritanie : Adrar (Oum le-Mhar, Boniface 1011).
1958. *Ficus abutilifolia* : *Flora W. Trop. Afr.*, 2nd ed., I, 2 : 609.
1964. *Ficus abutilifolia* : Jaeger, *Ic. Pl. afric.*, VI, n° 132.
1967. *Ficus abutilifolia* : Berhaut : 226.

Remarques. — La synonymie *F. abutilifolia* = *F. discifera* = *F. Kerstingii*, proposée par Keay en 1958 (*Flora W. Trop. Afr.*, 2e éd.), a été acceptée ici, non pas tant par conviction personnelle raisonnée, mais pour suivre une opinion compétente qui, d'ailleurs, a le grand mérite de bien arranger les choses... Warburg, en créant son *Ficus* (*Urostigma*) *discifera* (« ... *receptaculis subdepresso-globosis ... discum receptaculo adnatum...* ») ajoutait (1905 : 211) : « Steht der *F. abutilifolia* sehr nahe, hat aber ganz anders geformte, nicht obovate Receptacula, auch ist die diskusartige Verbreiterung des Stieles charakteristisch » ; Hutchinson, en 1916, garde séparés *F. kerstingii* et *discifera*, le premier aux réceptacles obovoïdes, avec des « basal bracts forming a one-sided saucer-shaped involucre closely appressed to the base of the receptacle », le second aux réceptacles « slightly depressed globose, rounded at both ends » ; Aubréville (1950) garde séparés un *F. kerstingii* à « figues obovoïdes à lèvres apicales proéminentes rostrées » et un *F. discifera* à fruits globuleux. Les réceptacles de l'Oued Ilij (Th. M. 16100) sont-ils « globuleux » ou « obovoïdes » (fig. 309-310) ? En tous les cas, ils présentent bien (fig. 313-314) l'espèce de cupule involucrale qui s'intercale entre le sommet du pédoncule et la base de l'involucre : il serait important de

1. En fait, région d'Azougui, car cette localité (village et palmeraie) n'est guère susceptible de compter une station humide à *Ficus*.

savoir comment se présente, à cet égard, le type de *F. abutilifolia*, et également d'ailleurs, celui de *F. kerstingii*.

FIGURES. — Th. M. 16100, guelta d'Ilij, plateau du Teguel, Adrar, 8-XII-1976.

N° 199. **Ficus lecardii** de Warburg *in* Wildeman et Durand, 1899 (fig. 320-329).

1899. *Ficus Lecardii* Warburg *in* de Wildeman et Durand : 24-25 (et note 2), pl. XI, fig. 1-2 (type : Lecard 197, Sénégal).
1911. *Ficus* (*Urostigma*) *Lecardii* : MILDBRAED & BURRET : 208. Réceptables « stets volkommen sitzend ».
1916. *Ficus Lecardii* : HUTCHINSON : 117-118. Réceptacle sessile.
1950. *Ficus Lecardii* : AUBRÉVILLE : 347, pl. 71, fig. 1.
1951. *Ficus Lecardii* : SAUVAGE : 7. Mauritanie : Adrar (« Azougui », Bruneau de Miré 251).
1952. *Ficus Lecardii* : MONOD : 426. Mauritanie : Adrar (« Azougui », Bruneau de Miré 251).
1953. *Ficus Lecardii* : SAUVAGE : 15. Mauritanie : Adrar (Oum le-Mhar, Bruneau de Miré 1022), Assaba (Galoula), Afollé (Oum le-Mhar [1]).
1954. *Ficus Lecardii* : MONOD : 20. Mauritanie : Adrar, Bruneau de Miré 251 (et non 215 !).
1964. *Ficus lecardii* : JAEGER, *Ic. Pl. afric.*, VI, n° 134.
1967. *Ficus lecardii* : BERHAUT : 224.

FIGURES. — Th. M. 16085, guelta Tweirigat el Foqani (Tweirigat Manyara), plateau du Teguel, Adrar, 7-XII-1976. Il s'agit d'un exemplaire unique poussant dans la falaise surplombant la rive droite de la guelta et qu'on ne peut atteindre qu'après avoir traversé cette dernière à la nage ; les Maures m'ont désigné l'arbre sous le nom d'*awithégué* : or il s'agit du nom d'un arbre méridional bien connu, l'*Anogeissus leiocarpus* et il est évident qu'en face d'une espèce très rare, et sans nom vernaculaire connu, on lui appliquera celui d'une autre espèce botaniquement toute différente mais offrant quelque ressemblance morphologique (feuilles). Je connais dans l'Adrar un autre exemple de ce type de transfert : le *Phoenix reclinata* d'Ilij et appelé *zguellem*, nom en réalité de l'*Hyphaene thebaica*.

REMARQUES. — J'ai adopté, sur le conseil de J.-P. LEBRUN, le binom *Ficus lecardii*, mais il n'est pas douteux que seule une révision complète du groupe *salicifolia*, fondée sur la consultation des types, pourrait permettre de proposer une synonymie acceptable des nombreuses espèces nominales en cause, parmi lesquelles je me bornerai à citer les *F. salicifolia*, *lutea*, *dekdekena*, *ingens*, *itiophylla*, *teloukat*, *eucalyptoides* ; il y en a certainement bien d'autres.

Voici d'abord, à leur sujet, quelques éléments nomenclatoriaux.

1. **Ficus salicifolia** Vahl, 1790

1790. *Ficus salicifolia* Vahl, *Symb. bot.....*, I : 82, pl. 23 [2].
1849. *Urostigma salicifolium* : MIQUEL : 144-145.
1911. *Ficus* (*Urostigma*) *salicifolia* : MILDBRAED & BURRET : 207, note 1. Identique au *F. eucalyptoides*, d'après un matériel fourni par TRABUT.

1. Il est un peu surprenant qu'il y ait un Oum le-Mhar (avec *Ficus* !) d'une part dans l'Adrar, de l'autre dans l'Afollé, d'autant plus que le toponyme (litt. « la mère des coquillages », donc « le lieu où abondent les coquillages ») n'est pas si fréquent en Mauritanie.

2. Le *Ficus salicifolia* Miquel, 1848 : 431 (Assam) serait, fide I. K. synonyme du *F. sikkimensis* Miquel, 1867.

1916. *Ficus salicifolia* : Hutchinson : 115-116. Identique au *F. Teloukat.*
1932. *Ficus salicifolia* : A. Chevalier : 882. Identique au *F. eucalyptoides.*
1950. *Ficus salicifolia* : Aubréville : 347, pl. 72, fig. 2. Identique au *F. Teloukat.*
1953. *Ficus salicifolia* : Schnell, *Ic. Pl. afric.*, II, n° 34.
1958. *Ficus salicifolia* : Ozenda : 191, fig. 43. Avec les var. *teloukat* et *eucalyptoides.*
1976. *Ficus salicifolia* : Peyre de Fabrègues et Lebrun : 209-210. Avec les var. *teloukat* et *eucalyptoides.*

2. **Ficus lutea** Vahl, 1805

1805. *Ficus lutea* Vahl : 185.
1849. *Urostigma luteum* : Miquel : 140-141, pl. V A + A*a-b*.
1911. *Ficus (Urostigma) lutea* : Mildbraed & Burret : 209-211. Serait l'*Urostigma ingens* Miquel, 1847, et le *Ficus Teloukat* Batt. Trab., dont un matériel original a pu être examiné (p. 210, note 1).

3. **Ficus dekdekena** A. Richard, 1847

1847. *Ficus dekdekena* A. Richard : 268.
1849. *Urostigma Dekdekena* : Miquel : 146-147, pl. VC + C*a-e*.
1911. *Ficus dekdekena* : Mildbraed & Burret : 255-257. Voisin de *F. bongoensis* et *persicifolia* [1].
1911. *Ficus Dekdekena* : Hutchinson : 211-212.
1958. *Ficus dekdekena* : *Flora West Trop. Afr.*, 2nd ed., I, 2 : 610.
1976. *Ficus dekdekena* : Peyre de Fabrègues et J.-P. Lebrun : 208. Identique à *F. iteophylla.*

4. **Ficus ingens** (Miquel, 1847) Miquel

1847. *Urostigma ingens* Miquel : 554.
1911. *Ficus ingens* : Mildbraed & Burret : 209 (syn. de *F. lutea*).
1916. *Ficus ingens* : Hutchinson : 121-122.
1933. *Ficus ingens* : Maire, *Mém. Soc. Hist. nat. Afr. Nord*, n° 3 : 266 (Hoggar).
1948. *Ficus ingens* : J. Lebrun : 121, pl. XII. Identique au *F. lutea* de Mildbraed & Burret.
1950. *Ficus ingens* : Aubréville : 346, pl. 71, fig. 2. Identique au *F. lutea.*
1958. *Ficus ingens* : *Flora W. Trop. Afr.*, 2nd ed., I, 2 : 607.
1958. *Ficus ingens* : Ozenda : 191. Placé à côté de *F. salicifolia.*
1962. *Ficus ingens* : Quézel et Santa : 275, fig. 696 (pl. 21).
1967. *Ficus ingens* : Berhaut : 228.
1976. *Ficus ingens* : Peyre de Fabrègues et J.-P. Lebrun : 208-209.

5. **Ficus iteophylla** Miquel, 1867

1867. *Ficus (Urostigma) iteophylla* Miquel : 218. Sénégal ; voisin de *salicifolia* mais réceptacles « *pedunculis puberis* » et « *involucro bilobo* » ; les réceptacles pédicellés (sessiles chez *Lecardii*, *fide* Warburg, 1899-1900 : 25).
1911. *Ficus iteophylla* : Mildbraed & Burret : 262.
1916. *Ficus iteophylla* : Hutchinson : 203.
1950. *Ficus iteophylla* : Aubréville : 347, pl. 72, fig. 1.
1952. *Ficus iteophylla* : Andrews : 272. Comme *F. dekdekena* mais réceptacles *pubescents-tomenteux.*
1967. *Ficus iteophylla* : Berhaut : 224. Réceptacles glabres et pédonculés.

1. *Fide* J. Lebrun (1948 : 151) le *F. persicifolia* Welw. *ex* Warburg, 1894, serait le « *F. dekdekena* (Miq.) Hutchinson, 1917, *p.p.*, *non* A. Richard ».

6. **Ficus teloukat** Battandier et Trabut, 1911

1911. *Ficus Teloukat* Battandier et Trabut : 628 et 674-675, fig. 1, pl. XXII.
1917. *Ficus teloukat* : Diels, *Bot. Jahrb.*, 54 : 70-71.
1932. *Ficus Taloukat* : A. Chevalier : 883.
1962. *Ficus Teloukat* : Quézel et Santa : 276, fig. 697 (pl. 21). Appartient aux « nombreuses formes du *F. lutea* ».

7. **Ficus eucalyptoides** Battandier et Trabut 1911

1911. *Ficus eucalyptoides* Battandier et Trabut : 628 et 676-677, fig. 2, pl. XXIII. Proche du *F. lutea*.

Bien d'autres binoms seraient à rattacher au groupe *salicifolia-lutea*, dont la nomenclature demeure confuse : les auteurs ont proposé les équivalences *dekdekena* = *iteophylla*, *lutea* = *ingens*, *lutea* = *teloukat*, *salicifolia* = *taloukat* (+ *eucalyptoides*), etc.

A noter, d'ailleurs, des incertitudes même au niveau des attributions subgénériques ; c'est ainsi que le *F. iteophylla*, un *Urostigma* pour Miquel, se retrouve dans les Bibracteatae pour la *Fl. W. Trop. Afr.* (1958), comme celle-ci en décide aussi pour « *Urostigma Dekdekena* ».

Jumelle (1928 : 21) signale de Mauritanie, comme « évidemment » introduit, le *Ficus indica* L. : Tagant (Garaoual), Assaba (Galoula), vallée de Bou Nissah, « et ailleurs ». Ces échantillons devraient certainement être revus.

N° 200. **Fimbristylis quinquangularis** (Vahl, 1805) Kunth, 1837 (fig. 166-167).

Figures. — Th. M. 16079, guelta Twerigat el Foqani (= Twerigat Manyara), Teguel, Adrar, 7-XII-1976 (J. Raynal *det.*).

N° 201. **Frankenia corymbosa** Desf., 1798 [1] (fig. 168-171).

1798. *Frankenia corymbosa* Desfontaines, *Flor. atl.*, I : 315, fig. 93.
* 1896. *Frankenia hirsuta* : Boissieu : 219.
* 1905. *Frankenia hirsuta* var. : Daveau : 9.
* 1905. *Frankenia thymifolia* : Daveau : 9 (syn.).
1909. *Frankenia thymifolia* : Bonnet : 9-10.
1911. *Frankenia thymifolia* : Bonnet : 9-10.
1914. *Frankenia thymifolia* : d'Almonte : 217. Aguerguer, Zemoul, Cap Blanc.
* 1920. *Frankenia thymifolia* : Chevalier, Explor. bot. A.O.F., p. 44.
* 1937. *Frankenia Chevalieri* : Maire : 341-342.
* 1938. *Frankenia Chevalieri* : Chevalier : 34, fig. 15-22.
* 1938. *Frankenia Chevalieri* : Zulotarevsky et Murat : 65.
* 1938. *Frankenia Chevalieri* : Maire : 407 (il s'agit des plantes du Cap Blanc nommées *Fr. hirsuta* par Boissieu en 1896).
* 1953. *Frankenia Chevalieri* : Sauvage : 10.

1. Les références précédées d'un astérisque concernent des échantillons récoltés dans la presqu'île du Cap Blanc.

1957. *Frankenia corymbosa* : Nègre : 33-45, fig. 8-10.
1957. *Frankenia Chevallieri* (sic) : Nègre : 36.
1958. ? *Frankenia Chevallieri* (sic) : Ozenda : 341.
1962. *Frankenia corymbosa* : Nègre : 70.
1975. *Frankenia corymbosa* : Mathey et Sauvage : 158-159.

Il n'est pas facile de déterminer comment doit être nommé le *Frankenia* banal de la presqu'île du Cap Blanc. La solution la plus simple eût été d'adopter le binom *Frankenia Chevalieri* Maire, 1937, mais était-ce bien la meilleure ?

On sait, en effet, la grande variabilité du *F. corymbosa* Desf., 1798 (cf. Nègre, 1957 : 33-45, fig. 8-10) ; Nègre, 1962 : 70 [1] ; Mathez et Sauvage, 1975 : 158-159).

Je n'ai d'ailleurs découvert aucune différence entre un *F. corymbosa* de Khnefis, Sud-Marocain (Th. M. 15767, 14-VII-1975) et un *F.* « *Chevalieri* » du Cap Blanc (Th. M. 16171, 17-XII-1976), alors que la première n'est pas citée du Cap Blanc, ni la seconde du pays tekna.

Il fallait donc examiner les choses de plus près. En décrivant *Fr. Chevalieri*, Maire (1936 : 341-342) le rapprochait de *Fr. Reuteri* Boissier, 1854, de *Fr. thymifolia* et de *Fr. corymbosa* :

1) « *A* F. Reuteri Boiss. *differt praecipue dentibus calycinis longis acuminatis acutis (nec) brevibus obtusis.* »

2) « *A* F. thymifolia Desf. *recedit foliis arctius revolutis ; stigmatibus cylindraceis breviter pedicellatis (nec obovatis longe pedicellatis) ; dentibus calycinis acuminatis.* »

3) « *Ad* F. corymbosae Desf. *formas brevifolias inflorescentiis interdum apica breviter dichasialibus quodam modo vergit.* »

Notons ici que Walters, dans la *Flora europaea* (2, 1968 : 295) tient *Fr. Reuteri* pour synonyme de *Fr. thymifolia.*

La clef de Nègre, dans sa révision des *Frankenia* du Maroc (1957), conduit, pour les spécimens du Cap Blanc, à *Fr. corymbosa* dont la var. *laxa* Maire, 1932 (Contr. 1192) est très proche de *Fr. Chevalieri* « dont elle ne diffère que par la glabrescence des côtes calycinales et l'absence de poils crépus sur le calice ». C'est évidemment peu de choses et il me paraît parfaitement légitime de placer *Fr. Chevalieri* parmi les synonymes de *Fr. corymbosa.* Quant à préciser le statut infra-spécifique de la forme si commune sur la côte saharienne, je préfère laisser ce soin à de plus compétents.

Le traitement du genre *Frankenia* au Sahara, dans Ozenda (1958 et 1977) ne semble pas tout à fait clair : l'auteur mentionne dans une légende (p. 341) un *Frankenia Chevallieri* (sic) non décrit dans le texte et représenté sur la figure 117 par trois petits dessins de l'angle supérieur droit notés simplement « *Fr.* » (le nom de l'espèce non reproduit) ; d'autre part, il donne *Fr. thymifolia* comme à tiges « longuement rampantes » alors que Walters (*Fl. eur.*, 2, 1968 : 295) place la même espèce dans le groupe à « stems erect or ascending ».

Dans l'herbier du Muséum, l'espèce du Cap Blanc, que j'assimile à *Fr. corymbosa* est représentée par les *exsiccata* suivants : *Fr. thymifolia* (de Vilmorin *coll.*, 1908, Herb. A. Chev. 18900, Battandier *det.*, 1908) ; *Fr. hirsuta* (barré, = *thymifolia*), O. Caille *coll.*, 1911, Herb. A. Chev. 25416 ; *Fr. thymifolia,* Schmitt *coll.*, 1911-12, El Fares, littoral (ex-Rio de Oro),

1. Légendes des figures 77 et 78 interverties !

Herb. A. Chev. 28495 ; *Fr. laevis* var. *hirsuta*, Waterlot *coll.*, 1936 (n° 1554), Berhaut *det.*, 1953, type de *Fr. Chevalieri* Maire, 1937 ; *Fr. laevis* var. *hirsuta*, de Wailly *coll.*, 1935 (n° 4573), Berhaut *det.*, 1953 ; *Fr. hirsuta*, Monod *coll.*

Figures. — Th. M. *coll.*, presqu'île de Dakhla.

N° 202. **Frankenia pulverulenta** Linné, 1753, var. *florida* (Chevallier, 1903, *pro sp.*) Maire, 1936 (fig. 356-358).

Remarques. — Sur la biologie de l'espèce, voir Ch. Killian, Observations sur la biologie d'un halophyte saharien, *Frankenia pulverulenta* (*Trav. Inst. Rech. sahar.*, Univ. Alger, VII, 1951 : 87-109). *Fr. florida* est parfois considéré comme une espèce distincte, principalement à cause de ses feuilles enroulées sur les bords (cf. p. ex. Ozenda, 1977 : 341).

Figures. — Th. M. 16192, cour usine des eaux, Dakhla, 28-V-1977 ; les fruits observés ne semblent pas arrivés à maturité.

N° 203. **Heliotropium strigosum** [1] Willd., 1798 (fig. 172-173).

Remarques. — L'espèce semble pouvoir se diviser de la façon suivante.

1. — Var. *eu-strigosum* Maire, 1938 [Contr. 2516].
2. — Var. *cordofanum* (Hochst *ex* DC., 1845) Maire, 1938 [Contr. 2516].
3. — Var. *stellulatum* Maire, 1938.

En mars 1938, Maire m'annonce (cf. Th. Monod, 1940 : 106-107) qu'il crée une var. *stellulatum* mais le 23 novembre 1938 (p. 107, Contr. 2517) il fait une n. sp. *H. stellulatum*. Je pense donc que le binom devrait être : *H. strigosum stellulatum* (Maire, 1938, *ut sp.* [Contr. 2517]) Maire *apud* Monod, 1940. Mais la variété (*in litt.*, mars 1938) est antérieure à l'espèce (nov. 1938), même si la *publication* de la variété est postérieure (1940). Faudrait-il écrire : *H. strigosum stellulatum* (Maire, 1938, *ut sp.*) Monod, 1940, ou *H. strigosum stellulatum* (Maire, 1938, *ut sp.*) Maire *in* Monod, 1940 *ut var.* ?.

Peyre de Fabrègues et J.-P. Lebrun (1976 : 269) font de cette variété une espèce distincte de *strigosum* sous le nom de *H. rariflorum* Stocks *in* Hook., *Kew Journ. Bot.*, 4, 1852 : 174, espèce dont Lebrun (1975 : 97) donne la synonymie suivante :

= *H. stellulatum* Maire, *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, 29 : 437 (1938) *e descript. et icon.* Monod.
= *H. strigosum* Willd. var. *stellulatum* (Maire) Maire *in* Monod, Contr. Études Sahara occ., Phanérogames, 2 : 106, pl. 14 (1939).
= *H. strigosum* Willd. var. *trichocarpa* Monod *in sched.*

Figures. — Th. M. 16109, falaise de la guelta de Queddi, plateau du Teguel, Adrar, 8-XII-1976. L'exemplaire utilisé correspond au *H. strigosum stellulatum* (Maire, 1938) = var. *trichocarpa* Monod *in sched.* (1940).

1. *H. strigorum* (err. typ.) Bonnet et Pellegrin, 1915 : 465.

N° 204. **Hordeum vulgare** Linné, 1753 *s. str.* var. **pallidum** Seringe, 1841 (fig. 175-177).

Remarques. — Le nom « *pallidum* (Ser.) Körnicke » que l'on trouve souvent (p. ex. Flora of Egypt, I, 1941 : 281) est inexact ; en effet si l'on prend la peine de se reporter à l'article de Seringe de 1841 (accompagné d'ailleurs d'admirables planches), on trouvera (p. 346) : *Hordeum vulgare pallidum.*

Figures. — Th. M. 16070, Atar, cultures, (Sidi Mokhtar ould Bontemps *coll.*).

N° 205. **Inula lozanoi** Caballero, 1933.

Remarques. — Décrite de Villa Cisneros, l'espèce a été retrouvée au Nord (Oued Noun, pays tekna) et au Sud (Cap Blanc) : elle a une distribution atlantique du Sud-marocain au Cap Blanc : dépasse-t-elle ce dernier vers le Sud ? Il faudra la rechercher vers Arguin et Tafarit. Mathez et Sauvage (1975 : 173) écrivent : « La plante reste bien liée à la proximité de l'océan, mais en même temps à la présence du sable ». La plante est citée par Murat en 1939 (*Inula Lozanoï*, p. 203).

Figure. — Th. M. 16205, Taorta, près Dakhla, 29-V-1977, J.-P. Lebrun *det.*

N° 206. **Lactuca sativa** Linné, 1753 (fig. 182-183).

Loc. — Th. M. 16202, Dakhla, cour de l'usine des eaux, 28-V-1977.

N° 207. **Launea arborescens** (Battandier, 1888) Murbeck, 1923 (fig. 184-185).

Remarques. — L'aire de distribution figurée par Zaffran (1977) pèche par défaut sur la côte atlantique au sud du Cap Blanc : elle s'étend au moins jusqu'à la baie de Saint Jean (Th. M., 28-II-1939).

Figures. — Th. M. 16200, Dakhla, près du port, 28-V-1977.

N° 208. **Launea intybacea** (Jacq., 1784) Beauvert, 1910 (fig. 186-189).

1952. *Sonchus oleraceus* : Monod : 414, *nec* Linné (Terjit).
1953. *Sonchus prenanthoides* : Sauvage : 18, *nec* Oliv. & Hiern. *in* Oliv., 1877 (Terjit).
1954. *Lactuca goraeensis* : Monod : 8 (Terjit).

Remarques. — J'avais, en 1954, soulevé le problème de l'appartenance générique de cette espèce, l'akène n'étant pas véritablement apiculé comme dans les *Lactuca.*

Figures. — Th. M. 16159, source de Terjit, Adrar.

N° 209. **Leptothrium senegalense** (Kunth, 1830) W. D. Clayton, 1972 (fig. 359-361).

Figures. — Th. M. 15836, Oued Oum le-Mhar, plateau du Teguel, Adrar, Mauritanie.

N° 210. **Leucaena leucocephala** (Lam., 1783) de Wit, 1961 (fig. 178-181).

Remarques. — La synonymie de cette espèce est compliquée (cf. Gilles & Stearn, 1974, et de Wit, 1975) ; le *Leucaena glauca* Benth., 1842, ne serait pas le *Mimosa glauca* L., 1753, qui est *Acacia glauca* (L., 1753) Moench, 1794. Espèce introduite, américaine.

Figures. — s. n.

N° 211. **Limonium chazaliei** (Boissieu, 1896) Maire, 1936.

1896. *Statice Chazaliei* Boissieu : 220-221. Cap Blanc.
1909. *Statice pectinata* : Bonnet : 21. Cap Blanc.
1911. *Statice pectinata* : Bonnet : 21. Cap Blanc.
1914. *Statice pectinata* : d'Almonte : 222. Cap Blanc.
1920. *Statice pectinata* : Chevalier : 383. Cap Blanc ; Zemoul (Sahara atlantique), n° 28522.
1931. *Limonium mauritanicum* Hutchinson & Dalziel, *Flora W. Trop. Afr.*, II, 1 : 188. Cap Blanc.
1936. *Limonium Chazaliei* : Maire, comb. nov. : 247.
1938. *Limonium Chazaliei* : Maire, « comb. nov. » : 480.
1938. *Limonium Chazaliei* : Zolotarevsky et Murat : 65. Cap Blanc.
1939. *Limonium Chazaliei* : Murat : 64.
1940. *Limonium Chazaliei* : Monod : 204. Ras Tafarit.
1949. *Limonium Chazaliei* : Guinea : 770.
1960. *Limonium Chazaliei* : Naegelé : 1240. Cap Blanc.

Remarques. — La référence « *Limonium mauritanicum* Hutch. & J. M. Dalz. in *Kew Bull.*, 1931 : ined. », donnée dans la *Flora W. Trop. Afr.*, II, 1 : 188, n'a pas pu être retrouvée : cette diagnose n'a sans doute jamais été imprimée, peut-être parce que les auteurs ont, entre temps, reconnu la synonymie de leur nov. sp. avec *Limonium Chazaliei*.

Le nom spécifique, comme pour *Echiochilon chazaliei* bien entendu, se rapporte à celui du yacht du Comte R. de Dalmas. Malgré les efforts de Mme J. Carpine-Lancre, Conservateur de la Bibliothèque du Musée océanographique de Monaco, il n'a pas été possible de retrouver jusqu'ici l'origine du nom « Chazalie ». En tous les cas les épithètes spécifiques tirées de ce dernier sont soit *chazaliei*, soit *chazaliae* (*Geckonia Chazaliae* Mocquard, 1895), cette seconde graphie paraissant plus correcte d'ailleurs si « Chazalie », nom féminin, doit donner un latin *chazalia*.

N° 212. **Limonium tuberculatum** (Boiss. *in* DC., 1848) O. Kuntze, 1891 (fig. 190).

1848. *Statice tuberculata* Boissier *in* DC., XII : 662. « *In arenosis ad Cabo Blanco deserti Saharae Africae occidentalis* (cap. Boteler in h.Hook. !) ».
1891. *Limonium tuberculatum* : O. Kuntze. Rev. gen., 1 : 399.
1896. *Statice tuberculata* : Boissieu : 219. Cap Blanc.
1905. *Statice tuberculata* : Daveau : 10. Cap Blanc ; l'auteur donne la plante comme spéciale au Cap Blanc « et au cap Boteler » (*sic*), alors qu'il s'agit d'un collecteur, le Captain Boteler.
1909. *Statice tuberculata* : Bonnet : 20-21. Cap Blanc.
1911. *Statice tuberculata* : Bonnet : 20-21. Cap Blanc.
1914. *Statice tuberculata* : d'Almonte : 222. Cap Blanc.
1920. *Statice tuberculata* : Chevalier : 383. Cap Blanc.

1931. *Limonium tuberculatum* : Hutchinson & Dalziel, *Flora W. Trop. Afr.*, II, 1 : 188.
1938. *Limonium tuberculatum* : Zolotarevsky & Murat : 65. Cap Blanc.
1939. *Limonium tuberculatum* : Murat : 64.
1949. *Limonium tuberculatum* : Guinea : 770.
1952. *Limonium tuberculatum* : Sauvage et Vindt, Fl. Maroc, Spermat., I : 61, fig. 18 (nº 2348).
1954. *Limonium tuberculatum* : Sauvage et Vindt, Fl. Maroc, Spermat., II : 200.
1975. *Limonium tuberculatum* : Mathez et Sauvage : 163. Limite nord de l'espèce vers l'embouchure du Dra.

Figure. — Th. M. 16031, Baie de l'Étoile, 10-XI-1976.

Nº 213. **Lolium** sp. (fig. 191).

Figure. — Th. M. 16220, Taorta, env. 12 km au nord de Dakhla, 29-V-1977.

Nº 214. **Lotus glinoides** Delile, 1837 (fig. 192-194).

Remarques. — La gousse, glabre, est brune ; le nombre et la taille des graines peuvent varier : p. ex. fig. 193-194 ; fl. roses.

Figures. — Th. M. 16213, Taorta, près Dakhla, 29-V-1977.

Nº 215. **Lotus roudairei** Bonnet, 1893 [1] (fig. 195-196).

Remarques. — La graine est noir mat.

Figures. — Th. M. 16104, falaise de la guelta de Queddi, Teguel, Adrar, 8-XII-1975.

Nº 216. **Malva parviflora** Linné, 1753 (fig. 197-201).

Remarques. — La graine, à surface microscopiquement ponctuée, est brun foncé, avec une région hilaire blanchâtre.

Références. — Sur l'impossibilité de définir des unités infraspécifiques, cf. Zohary, II, 1972 : 318.

Figures. — Th. M. 16203, cultures, Taorta, près Dakhla, 29-V-1977.

Nº 217. **Megastoma pusillum** Coss. et Dur. *ex* Bonnet et Baratte, 1895 (fig. 202-204).

1855. *Megastoma pusillum* Coss. et Dur., *in* : Cosson, *Annls Sci. nat.*, Bot., (4), IV, 1855 : 285. *Nomen nudum.*
1895. *Megastoma pusillum* Coss. et Dur. *ex* Bonnet et Baratte, 1895, pl. XI, fig. 4-11.
1896. *Megastoma pusillum* : Bonnet et Baratte, Cat. raisonné des plantes vasculaires de la Tunisie, 1896 : 301-302 (diagnose lat.).

1. P. 232-234, 1 fig.

Remarques. — Il ne semble pas douteux que le binom soit de 1895 puisqu'une « illustration avec analyses montrant les caractères essentiels » d'une espèce valide celle-ci (Art. 43 du Code) et que la planche fournit tous les détails désirables. A noter que Brand cite un *nomen nudum* de 1853, *in sched.* : Coss. et Dur. *ex* Bal., Pl. alger. exsicc., 1035.

Références. — Bonnet et Baratte, 1895, pl. XI, fig. 7 (tétrakène) et 9-10 (nucule) ; Brand, *Pflanzenreich*, IV, 252, 1931 : 78, fig. 6 B (fr.) ; Sauvage et Vindt, II, 1954, fig. 35, nº 2458 (fr.).

Figures. — Th. M. 16089, Khenig Teguel, Adrar, 7-XII-1976.

Nº 218. **Mesembryanthemum** (**Cryophytum**) **cristallinum** Linné, 1753 (fig. 205).

Remarques. — J'ai laissé l'espèce dans le genre *Mesembryanthemum*, pulvérisé par certains auteurs en de très nombreux « genres », dont il serait peut-être prudent de ne faire que des sous-genres.

Références. — Herre (1971, pl. n.n. p. 205 : fr. et gr.).

Figure. — Th. M. 16247, Taorta, près Dakhla, 31-V-1977.

Nº 219. **Mesembryanthemum** (**Opophytum**) **cryptanthum** Hook. *fil.*, 1868 (fig. 209-211)

1868. *Mesembryanthemum cryptanthum* Hook. fil. *in* Hook., Ic, (3), 1 [XI] : 25-26, pl. 1034. Sainte-Hélène.
1871. *Mesembryanthemum dactylinum* Welw. *ex.* Oliver, *Fl. Trop. Afr.*, II : 582-583 — Mossamédès.
1872. *Mesembryanthemum Forskahlei* Boissier, *Fl. or.*, II : 765. Arabie, Égypte. Boissier attribuant l'épithète spécifique à « Hochst. *in* Schimp. Pl. Arab. exs. Ed. II », le binom devrait être sans doute : « *M. Forskahlei* Hochst. *ex* Boiss. » c'est d'ailleurs la forme adoptée par l'*Index kewensis*.
1875. *Mesembryanthemum cryptanthum* : Melliss, St. Helena, p. 241, pl. 26 (coul.).
1887. *Mesembryanthemum Forskâlii* : Ascherson et Schweinfurth : 78.
1889. *Mesembrianthemum Forskâlii* : Ascherson et Schweinfurth : 758 et 812.
1912. *Mesembrianthemum Forskâlii* : Muschler : 322 [1].
1915. *Mesembrianthemum Forskåhlii* : Trotter : 327.
1920. *Mesembryanthemum cristallinum* : Chevalier : 299, *nec* Linné (*fide* Chevalier, 1938 : 335). Cap Blanc.
1928. *Opophytum dactylinum* : N. E. Brown, *Gard. Chron.*, (3), 84 : 253.
1928. *Hydroidea cryptantha* : N. E. Brown, *ibidem* : 268. S. W. Africa.
1928. *Opophytum Forskahlii* : N. E. Brown, *ibidem* : 253.
1932. *Mesembryanthemum Forskalei* : Crowfoot & Baldensperger : 47-48.
1936. *Aizoon Theurkauffii* Maire : 224-225, pl. V. Zemmour, Bir Moghrein.
1938. *Aizoon Theurkauffii* : Chevalier : 335-336. Sahara occidental (Zemmour, Zemoul, etc.).
1938. *Aizoon Theurkauffii* : Maire, *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord.*, 29 (6-7) : 420.
1938. *Aizoon Theurkauffii* : Murat : 65.
1939. *Mesembryanthemum Theurkauffi* (sic) : Berland : 84. Villa Cisneros.
1939. *Mesembryanthemum* (*Opophytum*) *Theurkauffii* : Maire, *comb. nov.* : 343 [Contr. 2974].
1939. *Opophytum Theurkauffii* : Maire, *comb. nov.* : 343 [Contr. 2974].
1939. *Mesembryanthemum Theurkauffii* [et *Theurkouffii* (*sic*)] : Chevalier : 87. Villa Cisneros.

1. Muschler renvoie à Sickenberger (1901 : 237), or je n'ai pas retrouvé l'espèce parmi les Mesembryanthèmes énumérés dans cette page 237.

1940. *Aizoon Theurkauffii* : Monod : 202. Cap Blanc.
1941. *Mesembryanthemum Theurkauffii* : Emberger et Maire, Cat. Pl. Maroc, 4 : 976-977.
1945. *Aizoon Theurkauffii* : Guinea : 221, 222, 223.
1945. *Aizoon Theurkauffii* : Guinea : 101, 143.
1948. *Aizoon Theurkauffi* : Guinea : 378.
1949. *Aizoon theurkauffii* : Guinea : 638 et 735-736, pl. CXXVII (haut).
1949. *Mesembryanthemum Theurkauffii* : Sauvage, *Mém. h. s., Soc. Hist. nat. Afr. Nord*, II : 281.
1951. *Mesembryanthemum Theurkauffii* : Sauvage : 4.
1953. *Mesembryanthemum Theurkauffii* : Sauvage, *Bull. Soc. Sc. nat. phys. Maroc*, 32, 1952 [1953] : 36.
1953. *Mesembryanthemum Theurkauffii* : Sauvage : 7.
1955. *Opophytum forskahlei* : Good, *in* V. Dickinson, The wild flowers of Kuweit and Bahrein, London : 133.
1957. *Mesembryanthemum Theurkauffii* : Sauvage et Vindt, *Bull. Soc. Sc. nat. phys. Maroc*, 36, 1956 [1957] : 189.
1958. *Mesembryanthemum Teurkauffii* (sic) : Ozenda : 203.
1960. *Opophytum theurkauffii* : Jacobson : 1336.
1960. *Opophytum forskahlei* : Jacobson : 1336.
1960. *Hydrodea cryptantha* : Jacobson : 1180.
1960. *Opophytum theurkauffii* : Naegelé, *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, sér. A, 22 : 1238.
1962. *Mesembryanthemum teurkauffii* (sic) : Adam : 184.
1962. *Mesembryanthemum Theurkauffi* : Adam : 212.
1962. *Mesembryanthemum Theurkauffii* : Maire, *Fl. Afr. N.*, IV : 259-260, fig. 997.
1962. *Mesembryanthemum Forskahlii* : Maire, *ibidem* : 260-261.
1966. *Mesembryanthemum forskalii* : Zohary : 77, pl. 94.
1966. *Mesembrianthemum Forskalei* : Höfner, *Mitt. Mus. Völkerk. Hamb.*, XXVIII, 1966 : 38 [1].
1970. *Opophytum theurkauffii* « Jahand. et Maire » (*sic*) : Jacobson : 477.
1970. *Opophyton forskahlei* : Jacobson : 477.
1970. *Hydrodea cryptantha* : Jacobson : 434.
1970. *Mesembryanthemum cryptanthum* : Friedrich : 84-85 (*ubi syn. mult.*).
1974. *Mesembryanthemum forsskalii* : Täckholm, *Stud. Fl. Egypt* : 73, pl. 13, fig. C et phot. coul. nº 5.
1974. *Mesembryanthemum teurkauffii* (sic) : Eriksson, Hansen & Sunding, Fl. of Macaronesia, Check-list of vasc. Pl. : f. 5.
1975. *Mesembryanthemum Theurkauffii* : Mathez et Sauvage : 142. Province de Tarfaya (Sud-Marocain).
1977. *Mesembryanthemum Theurkauffii* : Ozenda : 253.

Remarques. — On sera peut-être surpris de la synonymie proposée, comme je l'ai été moi-même, d'ailleurs, de ne pouvoir découvrir aucune différence significative entre les diagnoses des *M. cryptanthum, dactylinum, forsskalii* et *theurkauffii*. Il n'est même pas certain que la liste soit exhaustive. Ne devrait-on pas y ajouter, par exemple, le *Mesembryanthemum hypertrophicum* Dinter, 1923 dont pourrait être synonyme l'*Opophytum aquosum* (Bolus, 1925-28) N.E.Br., 1928 (cf. Herre, 1971, pl. n.n. p. 241) ? On peut s'interroger aussi sur l'autonomie du *Mesembryanthemum gausseni* Leredde (1957 : 295, pl. 23) que l'auteur tient pour un « vicariant » de *M. theurkauffii* et dont la diagnose est la suivante : « *Valde affinis Mesembryanthemo Theurkauffio* Maire ; *ab eo differt, staminodiis externis (17mm) longe concretis (tubo 5 mm), stigmatis conspicue auro-luteis (nec albis)* » une seule récolte : Hassi Tirest, Tassili des Ajjers). Une comparaison attentive avec les *M. theurkauffii* du Sahara occidental s'impose.

1. L'auteur renvoie à G. Dragendorff, Die Heilpflanzen der verschiedenen Völker und Zeiten..., Stuttgart, 1898 : 204, où l'espèce n'est cependant pas citée.

Si la synonymie proposée plus haut est acceptée, elle révèle une distribution géographique d'un type bien connu, celui de la *Randflora* africaine de Christ : Canaries, Sahara atlantique, Libye, Égypte, Arabie, Afrique du Sud, Sud-Ouest africain, Sainte-Hélène. Cette distribution ressemble, par exemple, entre autres cas analogues, à celle de la Fougère *Actiniopteris radiata* : Sud-Ouest Africain, Angola, Mozambique, Rhodésie, Zanzibar, Ouganda, Kordofan, Darfour, Erythrée — Mali — Iles du Cap Vert et Canaries — Madagascar, Mascareignes — Iran, Afghanistan, Yémen, Socotra — Inde et Ceylan (cf. Jaeger, 1964).

N° 220. **Mesembryanthemum** (**Cryophytum**) **nodiflorum** Linné, 1753 (fig. 206-208).

Figures. — Th. M., côte saharienne atlantique, 1977.

N° 221. **Nerium oleander** Linné, 1753 (fig. 212-214).

Remarques. — Costi (1942 : 206) donne : Sp. pl., 2ª ed., 1762 : 305 ; la référence est exacte mais celle de 1753 : 209 lui est antérieure.

Figures. — Th. M. 16261, Dakhla, jardin public, 1-VI-1977.

N° 222. **Nicotiana glauca** R. C. Graham, 1828 (fig. 215-217).

Remarques. — Introduite (Amérique).

Figures. — Th. M. 16179, Nouadhibou, jardin, 27-V-1977.

N° 223. **Nothoscordon inodorum** (Ait., 1789) Asch. & Gr., 1908 (fig. 221-222).

Remarques. — Il est singulier que l'on cite parfois parmi les synonymes d'un *N.* « *inodorum* » un *Allium* « *fragrans* » Vent., 1800... La graine est noire, plissée comme un pruneau sec.

Figures. — Th. M. 16189, Dakhla, pelouse jardin public, 28-V-1977.

N° 224. **Pegolettia senegalensis** Cassini, 1826 (fig. 229-230).

Remarques. — L'akène porte 10-12 côtes, avec une tendance à l'individualisation de quelques côtes principales (p. ex. 4) entre lesquelles s'intercalent 1-3 côtes plus fines.

Figures. — Th. M. 16112, Oued Ilij, plateau du Teguel, Adrar, 8-XII-1976.

N° 225. **Phalaris canariensis** Linné, 1753 (fig. 231).

Figure. — Th. M. 16210, Taorta, près Dakhla, 29-V-1977.

N° 226. **Phalaris minor** Retz., 1779-1791 (fig. 232-234).

Figures. — Th. M. 16209, Taorta, près Dakhla, 29-V-1977.

N° 227. **Phoenix reclinata** Jacq., 1801 (fig. 332 bis-335).

Remarques. — Il existe dans le canyon d'Ilij (Adrar, plateau du Teguel) un exemplaire unique d'un palmier qui n'est pas un dattier et est connu depuis longtemps puisque Huguet

en parle déjà en 1927 (Rens. col. nº 3, Suppl. à l'Afr. fr., 37, nº 3, mars 1927 : 119-125, 1 carte). Ce petit palmier, au stipe un peu incliné et incurvé, grêle et nu, de 4-5 m, occupe une niche située dans la base de la falaise occidentale limitant le petit lac terminal d'Ilij vers l'amont, à une hauteur au-dessus de l'eau variant avec le niveau de la guelta : on ne peut approcher de la niche qu'à la nage et dans certains cas le niveau de l'eau empêche de prendre pied sous le palmier, ce qui m'est arrivé en 1975, alors qu'en 1976 j'ai pu grimper jusqu'à la niche.

Celle-ci est en partie remplie d'une terre mouillée par des suintements provenant du cul-de-sac supérieur terminal. Sur l'argile humide, j'ai récolté quelques Mousses (*Vesicularia Reimersiana, Philonotis hastata* et une espèce indéterminée) [1].

Ajoutons que la niche se trouve creusée dans un affleurement du socle précambrien cristallin (Série de l'Amsaga), apparaissant ici, à la faveur du creusement du canyon, sous les grès du Précambrien supérieur non métamorphique.

On aura noté le nom de « *zguellem* » donné par les Maures au palmier de la falaise, ce qui montre bien qu'ils le distinguent parfaitement du dattier (qui abonde dans le même canyon) ; par contre, ils emploient un terme qui, dans le sud de la Mauritanie, s'applique à un autre palmier, l'*Hyphaene thebaica.*

Bien qu'ayant visité la station à plusieurs reprises (1954, 1975, 1976) je n'ai pas vu le spécimen fructifié et je n'ai pas non plus pu découvrir de noyaux dans la terre au pied de l'arbre : peut-être s'agit-il d'ailleurs d'un pied mâle (stérile ?).

L'identification est-elle certaine ? J'en suis convaincu au simple aspect du spécimen, mais je ne dispose, en herbier, que d'une palme. Existe-t-il des caractères anatomiques permettant de séparer les *Phœnix dactylifera* et *reclinata* ? Ce n'est pas certain.

Figures. — Environs de Dakar, Sénégal, A. Nongonierma *coll.* et *det.*

Nº 228. **Phoenix dactylifera** Linné, 1753 (fig. 235-236).

Figures. — Th. M. 16161, source de Terjit, Adrar, 11-XII-1976.

Nº 229. **Phragmites australis** (Cav., 1799) Trin. *ex* Steud., 1841, ssp. **altissimus** (Bentham, 1826, *ut sp.*) W. D. Clayton, 1968 (fig. 237).

Figure. — Th. M. 16126, extrémité aval de la guelta de Tesegmes, Oued Oum le-Mhar, Teguel, Adrar, 9-XII-1976.

Nº 230. **Pluchea ovalis** (Pers., 1807) DC., 1836 (fig. 238-240).

Remarques. — L'akène figuré par Robyns (Fl. Spermat. Parc nat. Albert, II, 1947, pl. XLV, fig. I) semble assez différent, plus court, plus large, et spinuleux sur les crêtes.

Figures. — Th. M. 16101, falaise sud dominant la guelta d'Ilij, Oued Ilij, Teguel, Adrar, 8-XII-1976.

1. Maurice Bizot *det.*

N° 231. **Polycarpaea nivea** (W. Ait., 1789) Webb, 1844 (fig. 243-244).

Figures. — Th. M. 16043, dune littorale, Nouakchott, 28-XI-1976.

N° 232. **Polypogon monspeliensis** (L., 1753) Desf., 1798. (= *P. maritimus* Wild., 1801) (fig. 249-250).

Remarques. — On pourrait être tenté d'attribuer le n° 10175 au *P. maritimus* à cause de l'encoche distale plus marquée, semble-t-il, à la glume et les dents scaliformes du dos de celle-ci : cependant la lemme n'est pas mutique et il n'y a donc pas lieu de séparer cette forme du *P. monspeliensis*.

Figures. — Th. M. 16175, cour de la Résidence à Nouadhibou (fig. 250) et 16219, Taorta, près Dakhla, 29-V-1977 (fig. 249), J.-P. Lebrun *det.*

N° 233. **Polypogon semiverticillatus** (Forssk., 1775) Hylander, 1945 (fig. 241-242).

Remarques. — Souvent appelé *Agrostis semiverticillata*.

Figures. — Th. M. 16215, Taorta, près Dakhla, 29-V-1977, J.-P. Lebrun *det.*

N° 234. **Portulaca oleracea** Linné, 1753 (fig. 251-259).

Remarques. — Bien que la capsule s'ouvre au-dessous du milieu (caractère attribué par von Poellnitz (1934) à *P. quadrifida*), je pense qu'il s'agit de l'espèce banale.

Figures. — Th. M. 15961, Nouakchott, jardin.

N° 235. **Prosopis juliflora** (Swartz, 1788) DC., 1825 (fig. 225-226).

Remarques. — On notera qu'aux îles du Cap Vert Ormonde (1976 : 45) ne cite que le *Prosopis limensis* Benth. *in* Hook., 1842 : les *Prosopis* du Sénégal et de Mauritanie seraient donc à revoir attentivement mais les spécimens ouest-africains cités par Burkart (1976 : 501-502) dans sa révision du genre *Prosopis* sont des *Pr. juliflora*, et non des *Pr. chilensis* (Molina, 1782) Stuntz, 1914.

Figures. — Th. M. 16164, Nouakchott.

N° 236. **Reissantia parvifolia** (Oliver, 1868) N. Hallé, 1958 (fig. 330-332).

Remarques. — Il existe sur la falaise bordant la rive droite de la première guelta de Tesegmes, Oued Oum le-Mhar, plateau du Teguel, deux spécimens de cette espèce nouvelle pour l'Adrar (Th. M. 15841, 3-XII-1975 et 16124-16125, 9-XII-1976). Il est facile de retrou-

ver la station : il suffit de s'engager sur la corniche de la rive gauche, la rive droite étant à pic ; au bout de quelques dizaines de mètres on apercevra sur la rive opposée les deux touffes, que l'on n'atteindra qu'en traversant la guelta à la nage.

Figures. — Les deux échantillons de l'Adrar étant l'un et l'autre stériles, j'ai dû utiliser un fruit de provenance méridionale : R. Dubois 202 bis, Kita, Mali, N. Hallé *det.* et *ded.*

Addendum. — N. Hallé [*Adansonia*, (2), 17 (4), 1978 : 410] a fait une *comb. nov.* : *Elachyptera parvifolia* (Oliver) N. Hallé et cité mes échantillons mauritaniens.

N° 237. **Reseda villosa** Cosson, 1859 (fig. 227-228).

Figures. — Th. M. 16075, Oued el Halfe, Teguel, Adrar, 7-XII-1976.

N° 238. **Ruppia maritima** L., 1753 ssp. **rostellata** (Koch, 1824) Asch. & Gr., 1897 (fig. 223-224, 260).

Figures. — Th. M. 16218 *bis*, Taorta près Dakhla, 29-V-1977.

N° 239. **Salsola** sp. (fig. 51-53).

Figures. — Th. M. 16288, pointe nord de l'île Tidra, 4-VI-1977.

N° 240. **Samolus valerandi** L., 1753 (fig. 282-283).

Remarques. — Valentine (Fl. Eur., III, 1972 : 29) décrit les graines comme « reddish brown ».

Figures. — Th. M. 16157, falaise suintante, Terjit, Adrar, 11-XII-1976.

N° 241. **Scoparia dulcis** Linné, 1753 (fig. 245-248, 284-288).

Figures. — Th. M. 16160, source de Terjit, Adrar, 11-XII-1976.

N° 242. **Securinega virosa** (Roxb. *ex* Willd., 1805) Baillon, 1866 (fig. 336-340).

Remarques. — Je ne connais que deux exemplaires de cette espèce dans l'Adrar donc très en dehors de son aire normale, guelta de Mbouch, plateau du Teguel, Th. M. 16151, J.-P. Lebrun *det.*

Figures. — L'exemplaire découvert en 1976 était relativement jeune et sans fleurs ni fruits ; aussi ai-je dû utiliser des fruits provenant de Côte d'Ivoire (Adiopodoumé, près Abidjan), IFAN, 18-V-1964, A. Nongonierma *det.*

N° 243. **Sesuvium portulacastrum** L., 1753 (fig. 292-295).

Remarques. — Mathez et Sauvage (1975 : 146) : « L'herbier de l'Institut de Botanique de Montpellier possède une récolte de Gruvel en provenance de la « baie Cansado » (25-XII-1905). Il s'agit selon toute vraisemblance du Foum Agouitir dont le nom espagnol est Puerto Cansado ». En réalité, Gruvel n'a jamais visité Puerto Cansado, localité d'ailleurs à peu près inaccessible en 1905 : il s'agit de la baie de Cansado sur la côte est de la presqu'île du Cap Blanc, Baie du Lévrier, Mauritanie.

Références. — Guinea (1948, pl. p. 379, *e*, fr. et f., gr.).

Figures. — Th. M. 16301, Cansado, 5-VI-1977 ; si les fleurs sont abondantes, les fructifications semblent peu communes.

N° 244. **Sesuvium sesuvioides** (Fenzl, 1839) Verdcourt, 1957 (fig. 289-291).

1839. *Diplochonium sesuvioides* Fenzl, Nov. Stirp. Doc, 7 : 58.
1862. *Trianthema hydaspica* Edgeworth, *J. lin. Soc.*, 6 : 203.
1871. *Trianthema polysperma* Hochstetter *ex* Oliver, *Fl. trop. Afr.*, 2 : 588.
1954. *Trianthema hydraspicum* : Monod, *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, 16 (1), 1954 : 12-13 Adrar, sans mucron calicinal subapical.
1957. *Sesuvium sesuvioides* : Verdcourt, *Kew Bull.*, 12 : 349.
1962. *Trianthema hydaspica* : Maire, *Fl. Afr. Nord*, VIII : 286-287, fig. 1005 (A, périanthe et cupule ; B, graine).
1970. *Sesuvium sesuvioides* : Friedrich, Prodr., Fl. Südwest Afr., 27 : 125 (*ubi* syn.).

Figures. — Th. M. 16055, env. 13 km sud de Nouakchott, 2-XII-1976.

N° 245. **Setaria verticillata** (L., 1762) P. Beauv., 1812 (fig. 296-298).

Figures. — Th. M. 16188, jardin public, Dakhla, 28-V-1977.

N° 246. **Spartina maritima** (Curtis, 1787) Fernald, 1916 (fig. 301-302).

Remarques. — Mobberley (1956, fig. 9) ne porte entre le Maroc et le Cap qu'une seule station, à l'embouchure du Sénégal : on sait aujourd'hui que l'espèce se rencontre sur la côte saharienne atlantique au moins jusqu'au banc d'Arguin, vers 19°50′ N ; par contre elle ne figure ni dans la Flore du Sénégal de Berhaut (2e éd., 1967) ni dans l'Énumération des plantes vasculaires du Sénégal de J.-P. Lebrun (1973), ni d'ailleurs dans l'ouvrage de Trochain, Contribution à l'étude de la végétation du Sénégal (1940) : l'espèce existe-t-elle au Sénégal ? Il faudrait la rechercher à l'embouchure du fleuve.

Références. — Mobberley, 1956, pl. III, fig. *e-d* (épillet).

Figures. — Th. M. 16030, rivière de l'Étoile, presqu'île du Cap Blanc, 10-XI-1976.

N° 247. **Spergularia media** (L., 1762) C. Presl, 1826 (= *Spergularia marginata* (DC., 1808) Kittel, 1837 (fig. 303-304).

1762. *Arenaria media* Linné, Sp. Pl., ed. 2 : 606.
1808. *Arenaria marginata* DC., *Icon. Pl. gall. rar...*, 1, pl. 48 (fig. 4, fr. et 8, gr.).
1815. *Arenaria marginata* : DC., Fl. Fr., t. 4, 2e partie, vol. 5 : 793.

Remarques. — Le statut de cette plante devra être précisé puisque Monnier a décrit (1953 : 84-85, fig. 3-4) un *Spergula marginata* ssp. *sauvagei* présentant « tous les intermédiaires entre des capsules à graines toutes entièrement ailées et des capsules à graines toutes apsères » (p. 82) et qui, de plus, existe dans le Sud Marocain présaharien.

Figures. — Th. M., presqu'île de Dakhla, 1977.

N° 248. **Spergularia salina** J. SW. & C. B. Presl, 1819 (Fl. Čech., p. 95) [= *S. marina* (L., 1753) Grisebach, 1843] (fig. 305-308).

Remarques. — Fide Maire (*Fl. Afr. Nord*, IX, 1963 : 110) : « *Arenaria rubra* var. *marina* L., Sp. p. 423 (1753), *pro parte*) ».

Références. — Zohary, 1966, pl. 172 : fr. et gr.

Figures. — Th. M. 16187, allées du jardin public, Dakhla, 28-V-1977.

N° 249. **Stenotaphrum secundatum** (Walt., 1788) O. Kuntze, 1891 (fig. 261).

Figure. — Th. M. 16184, cour de la Résidence, Nouadhibou, 28-V-1977.

N° 250. **Suaeda** sp. (fig. 262-267).

Figures. — Th. M. 16270, île d'Arguin, 3-VI-1977.

N° 251. **Suaeda** sp. (fig. 267).

Figure. — Th. M. 16291, Ras Tafarit, 4-VI-1977.

N° 252. **Suaeda** sp. (fig. 268-269).

Figures. — Th. M. 16266, île d'Arguin, 3-VI-1977.

N° 253. **Suaeda** sp. (fig. 270-272).

Figures. — Th. M. 16271, île d'Arguin, 3-VI-1977.

N° 254. **Tecoma stans** (Linné, 1762) Jussieu, 1789 (fig. 273-274).

Remarques. — Sur la perforation des fleurs par un Hyménoptère, cf. Th. Monod, Percement de la fleur de *Tecoma Stans* (L.) par *Xylocopa aestuans* (L.), *Bull. I.F.A.N.*, sér. A, 39, (1), 1977 [1978] : 169-176, 11 fig.

Figures. — Th. M. s.n., Nouakchott, jardin.

N° 255. **Tragus racemosus** (Linné, 1753) All., 1785 (fig. 275-276).

Figures. — Th. M. 16115, Oued Ilij, Teguel, 8-XII-1976.

N° 256. **Trigonella stellata** Forsskål, 1775 (fig. 277-279).

Références. — Pour la systématique du genre, cf. Sirjaev, 1928-1933 : *Tr. stellata*, p. 51-53, pl. II, fig. 35 E (fr.) et III, fig. 64-65 (fr.) et Vasilienko, 1953 : *Tr. stellata*, p. 191.

Figures. — Th. M. 16256, Taorta, près Dakhla, 31-V-1977.

N° 257. **Triraphis pumilio** R. Br., 1826 (fig. 280-281).

Figures. — Th. M. 16040, environs de Nouakchott, 21-XI-1976.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Almonte, E. d', 1914. — Ensayo de una breve descripcion del Sahara espanol. *Bol. R. Soc. Geogr.*, **56** : 129-347, 3 pl. (cartes), 12 pl. (phot.) 1 carte h. t. 4 feuilles.

Andrews, F. W., 1952. — The flowering Plants of the Anglo-Egyptian Sudan, II, Arbroath. VIII + 485 p., 166 fig.

Ascherson, P., et G. Schweinfurth, 1887. — Illustration de la Flore d'Égypte. *Mém. Inst. Égypte*, **2** : 25-260.

Ascherson, P., et G. Schweinfurth, 1889. — Supplément à l'Illustration de la Flore d'Égypte. *Mém. Inst. Égypte*, **2** : 745-821. — *Incl. Florula Sirbonis* : 811-814.

Aubréville, A., 1950. — Flore forestière soudano-guinéenne-A.O.F.-Cameroun-A.E.F. Paris, 523 p., 115 pl., 40 cartes.

Battandier, J.-A., et L. Trabut, 1911. — Contribution à la Flore du pays des Touaregs. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **58** (4e série, t. XI) : 623-629 et 669-677, fig. 1-2, pl. XX-XXIII.

Berhaut, J., 1967. — Flore du Sénégal., 2e éd., Dakar, 4 ff. n. num. + 485 p., fig., pl. coul.

Berland, L., 1939. — Aspects de la flore et de la faune à Villa Cisneros (Rio de Oro). *C. r. somm. séanc. Soc. Biogéogr.*, n° 138-139 : 83-86.

Boissieu, H. de, 1896. — Contribution à la connaissance du littoral saharien. Étude sur la flore du Cap Blanc. *J. Bot., Paris*, **10** : 218-221.

Bonnet, E., 1893. — Notes sur quelques plantes rares, nouvelles ou critiques de Tunisie (suite). *J. Bot., Paris*, **7** (12) : 229-237, 1 fig.

— 1908. — Nouvelle espèce du genre *Leurocline* et répartition géographique de ce genre. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, **14** : 402-403.

— 1909. — Partie botanique. A. Étude systématique : 5-27, pl. II. *In* : A. Gruvel et R. Chudeau, Mission en Mauritanie occidentale. *Act. Soc. linn., Bordeaux*, LXIII.

— 1911. — Partie botanique. A. Étude systématique : 5-27, pl. II. *In* : A. Gruvel et R. Chudeau, A travers la Mauritanie occidentale (de Saint-Louis à Port-Étienne), 2, Partie scientifique, Paris.

— 1911*a*. — Remarques sur la flore de la Mauritanie occidentale. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **58** : 37-38.

Bonnet, E., et G. Barratte, 1895. — Illustrations des espèces nouvelles, rares ou critiques de Phanérogames de la Tunisie. Paris, pl. VI-XX.

Bonnet, E., et F. Pellegrin, 1915. — Énumération des plantes recueillies par M. R. Chudeau dans le Nord-Ouest de la Mauritanie. *Ass. fr. Av. Sc.*, Le Havre, 1914 (1915) : 463-469.

Burkart, A., 1940. — Materiales para una monographía del género *Prosopis* (Leguminosae). *Darwiniana* (Buenos Aires), **4** (1) : 51-128, fig. 1-15, pl. I-XXIII.

— 1976. — A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae subfam. Mimosoideae). *J. Arnold Arbor.*, **57** (3) : 219-249, (4) : 450-525, figs 1-12.

Caballero, A., 1935. — Datos botanicos del Territorio de Ifni. *Trab. Mus. nac. Cienc. nat., Madrid*, nº 28 : 36 p., 3 fig., III pl. — Cite de Dakhla (Villa Cisneros) : *Inula Lozanoi* n. sp. et *Launea arborescens*.

— 1935*a*. — Datos botanicos del Territorio de Ifni, 2ª parte, *Trab. Mus. nac. Cienc. nat., Madr.*, nº 30 : 33 p., 1 fig., VII pl.

Chevalier, A., 1920. — Exploration botanique de l'Afrique Occidentale Française. Paris, I : xiii + 798 p., 1 carte h.t.

— 1932. — Les productions végétales du Sahara et de ses confins Nord et Sud. *Revue bot. appl. Agric. trop.*, **12** (133-134).

— 1938. — Flore vivante de l'Afrique Occidentale Française. I, xxxii + 360 p., 51 fig.

— 1939. — A propos de la végétation à Villa-Cisneros. *C. r. somm. Séanc. Soc. Biogéogr.*, 138-139 : 86-87.

Corti, R., 1942. — Flora e vegetazione del Fezzan e delle Regione di Gat — Il Sahara italiano, Parte prime, Firenze, iv + 505 p., 12 tabl., XXXII pl., 1 carte.

Crowfoot, G. M., & L. Baldensperger, 1932. — From Cedar to Hyssop. A study in the folklore of plants in Palestine. London, Sheldon Press, 196 p., 76 pl.

Daveau, J., 1905. — Mission des pêcheries de la côte occidentale d'Afrique, I. Partie botanique. *Act. Soc. linn. Bordeaux*, **60** (6e sér., X) : 7-16, 1 phot., pl. II.

De Candolle, Aug. Pyr., 1845. — Borraginaceae : 466-559, *in* : DC., *Prodromus*... 9,

De Wit, H. C. D., 1975. — Typification of *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit, *Lysiloma latisiliquum* (L.) Bth., and *Acacia glauca* (L.) Moench. *Taxon*, **24** (2-3) : 349-352.

El Hadidi, M. N., 1973. — The genus *Euphorbia* L. in Egypt. 1 — Section *Anisophyllum* Roep. *Bull. Jard. bot. nat. Belg.*, **42** (1-2) : 83-100, fig. 1-2.

Faurel, L., et A. Dubuis, 1960. — Remarques à propos d'un nouvel *Echiochilon* d'Afrique du Nord. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.* **50**, 1959 [1960] : 315-322, 1 pl. n.n. (11 fig. : C 1-3, S 1-3, m 1-2, f 1-3).

Fourment, P., et H. Roques, 1936. — Contribution à l'étude des drogues africaines. Graines de *Hyoscyamus Falezlez* Cosson. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, **27** (1) : 19-22, 1 fig.

Gillis, W. T., & W. T. Stearn, 1974. — Typification of the names of the species of *Leucaena* and *Lysiloma* in the Bahamas. *Taxon*, **23** (1), Febr. 1974 : 185-191.

GRANDI, G., 1915. — Gli Agaonini (Hymenoptera Chalcididae) raccolti nell Africa Occidentale dal Prof. F. Silvestri. *Boll. Lab. Zool. gen. agr. Portici*, **10** : 121-286, LII fig.

GRUBERT, M., 1974. — Studies on the distribution of myxospermy, among seeds and fruits of Angiospermae and its ecological importance. *Acta biol. venez.*, **8** (3-4) : 315-551, fig. 1-17, tabl. 1-19.

GUINEA, E., 1945. — Aspecto forestal del desierto. La vegetacion leñosa y los pastos del Sahara español. Madrid, 152 p., nombr. fig., cartes et phot. n.n.

— 1945*a*. — España y el desierto, impresiones saharianas de un botanico español. Madrid, 279 p., 19 figs. n. num., 77 pl. n. num., 3 cartes h.t.

— 1948 — Catálogo razonado de las plantas del Sahara español. *An. Jard. bot. Madrid*, **8**, 1947 [1948] : 357-442, 1 pl. n.n., 10 pl. phot. n.n., 1 carte.

GUINEA LOPEZ, E., 1949. — Geobotanica : 631-806, 18 fig. n.n., pl. CVII-CXXXIV. *In* : El Sahara Español. Estudio geologico, geografico y botanico. Madrid.

HERRE, H., 1971. — The genera of the Mesembryanthemaceae. Cape Town, 316 p., nombr. cartes et pl. coul. n.n.

HUTCHINSON, J., and J. M. DALZIEL, 1958. — Flora of West Tropical Africa, 2e éd. rev. par R. W. J. KEAY, I, 2 : 297-828, fig. 113-201.

HUTCHINSON, J., and A. B. RENDLE, 1916 (p. 17-92). — 1917 (p. 193-240) — Moraceae : 17-240. *In* : D. PRAIN, éd., Flora of Tropical Africa, VI, Sect. II, Part I, [*Ficus* : 78-215 par HUTCHINSON].

JACOBSON, H., 1960. — A Handbook of succulent Plants. London, Blanford Press, III, 913-1441, fig. 1154-1617, 3 cartes.

— 1970. — Der Sukkulentenlexikon. Jena, 589 p., 1063 fig.

JAEGER, P., 1964. — Sur la présence dans les plateaux gréseux soudanais de l'*Actiniopteris radiata* (SW) LINK, Fougère xérophile, *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, sér. A, **26** : 73-82, 3 fig.

JEFFREY, C., 1966. — Notes on *Compositae* : I. The Cichoriaceae in East Tropical Africa. *Kew Bull.*, **18** (3) : 427-486, fig. 1-9.

JOHNSTON, I. M., 1924. — Studies in the *Boraginaceae*. III. Contr. Gray Herb. Harvard Univ., N.S., LXXIII, Art. IV, Sept. 24 : 42-78.

JUMELLE, H., 1928. — Plantes de Mauritanie récoltées par le Lieutenant Boëry. *Annls Mus. colon. Marseille*, **36** (4e série : 6), fasc. 1 : 43 p., pl. I-III.

KILLIAN, C., 1947. — Biologie végétale au Fezzan. Inst. Rech. sahar. Univ. Alger, Mission scient. Fezzan (1944-1945), IV : 107 p., p. 1-78 + 1-2, pl. 1 + 1-5 + 1-2.

— 1951. — Observations sur la biologie d'un halophyte saharien *Frankenia pulverulenta*. *Trav. Inst. Rech. Sahar.*, **7** : 87-109.

LEBRUN, J., et R. BOUTIQUE, 1948. — Moraceae. Genre *Ficus*. *In* : Fl. Congo belge, I : 98-175, pl. XI-XVIII, phot. 7-10.

LEBRUN, J.-P., 1975. — Quelques aires remarquables de Phanérogames africaines des zones sèches. *Boissiera*, **24** : 91-105, fig. 1-17.

— 1977. — Éléments pour un atlas des plantes vasculaires de l'Afrique sèche. Vol. 1, Inst. Élevage Méd. vét. Pays trop., Ét. bot. no 4, mars, 265 p., 50 cartes.

LEHMANN, I. G. C., 1818. — Plantae e Familia Asperifoliarum nuciferae. I. Berolinis, 7 ff. lim. + 478 + IX p.

LE JOLIS, A., 1897-1900. — Deux points de nomenclature : *Ranunculus asper*, *Sonchus oleraceus*. *Mém. Soc. natn. Sci. nat. math. Cherbourg*, **31** (1, 4e série) : 187-192.

LEREDDE, C., 1957. — Étude écologique et phytogéographique du Tassili n'Ajjer. Inst. Rech. sahar. Univ. Alger, Mission scient. Tassili n'Ajjer (1949), II : 455 p., fig., 26 pl., 51 tabl.

LITTLE, Jr., E., 1961. — *Avicennia nitida* (Nomenclature). *Phytologia*, **8** (2) : 49-57.

MAIRE, R., 1936. — Contribution à l'étude de la Flore de l'Afrique du Nord. Fasc. 24. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.* **27** : 203-238 et 241-270, pl. V-XVI.

— 1937. — Contribution à l'étude de la Flore de l'Afrique du Nord. Fasc. 25. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, **28** : 332-388, pl. XXIX-XL.

— 1937. — Contribution à l'étude de la Flore de l'Afrique du Nord. Fasc. 25. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, **28** : 332-387, pl. XXIX-XL.

— 1938. — Sur quelques plantes du Sahara occidental. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, **28** (8-9), 1937 [1938] : 480.

— 1939. — Contribution à l'étude de la Flore de l'Afrique du Nord. Fasc. 28. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, **30** (6-7) : 327-370, pl. XIX-XX.

— 1954. — [Clé des sous-espèces et variétés d'*Heliotropium bacciferum*] : 71-72. *In* : SAUVAGE et VINDT, Flore du Maroc, Spermat., II.

MATHEZ, J., et Ch. SAUVAGE, 1975. — Catalogue des végétaux vasculaires de la Province de Tarfaya : 117-196, pl. 1-2. *In* : Contribution à l'étude scientifique de la Province de Tarfaya. *Trav. Inst. scient. chérifien et Fac. Sci. Rabat*, sér. gén., nº 3.

MILDBRAED, J., & M. BURRET, 1911. — Die afrikanische Arten der Gattung *Ficus* Linn. *Engler's Bot. Jahrb.*, **46** : 163-269, fig. 1-5.

MIQUEL, F.A.G., 1847-48. — *Prodromus Monographiae Ficuum. London J. Bot.*, **6** : 514-588 — VII : 64-78, 109-116, 221-236, 425-442 et 451-471.

— 1848. — *Ficuum species Nigritianae. London J. Bot.*, **7** : 563-564, pl. XII-XV.

— 1849. — Over de afrikaansche vijge-boomen. *Verhandl. eerste Kl. K.-ned. Inst. Wet. Lett. sch. Kunsten*, 3e Reeks, 1te Deel : 111-150, pl. I-V — P. 119-150 : *Enumeratio systematica Ficuum africanarum.*

— 1867. — Artocarpeae. *Ann. Mus., Bot. Lugduno-Batavi*, III : 210-235.

— 1867*a*. — *Ficuum gerontogaearum hactinus cognitarum enumeratio systematica, adiectis synonymis. Ann. Mus. Bot. Lugduno-Batavi*, III : 284-300, pl. V.

— 1867*b*. — Annotationes de *Ficus specierum. Ann. Mus. Bot. Lugduno-Batavi*, III : 284-300, pl. X — P. 285-297 : *Ficuum gerontogaearum hactinus cognitarum enumeratio systematica adiectis synonymis.*

MOBBERLEY, D. G., 1956. — Taxonomy and distribution of the genus *Spartina*, Iowa State coll. J. of Sc., 30, No. 4, May 15 : 471-574, fig. 1-25, pl. I-III.

MONNIER, P., 1953. — Sur quelques spergulaires du Maroc appartenant au groupe *Spergula marginata* (DC.) Murbeck. *Recl Trav. Labs Bot. Géol. Zool. Univ. Montpellier*, sér. Bot. Fasc. 6 : 77-88, fig. 1-5.

MONOD, Th., 1940. — Phanérogames : 53-211, 7 fig., pl. I-XXIV. *In* : Contribution à l'étude du Sahara occidental. *Publs. Com. Étud. hist. scient. Afr. occid. fr.*, sér. B (5), 1939 [1940].

— 1974. — Fruits et graines de Mauritanie (nos 1-116). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 273, Écologie générale 23 : 29-115, fig. 1-330.

— 1977. — Fruits et graines de Mauritanie (suite, nos 117-171). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 461, Botanique 32 : 73-127, fig. 1-203.

MOQUIN-TANDON, A., 1840. — *Chenopodearum monographica enumeratio.* Paris, IX + 182 p.

MOSS, C. E., 1954. — The species of *Arthrocnemum* and *Salicornia* in South Africa. *Jl. S. Afr. Bot.*, **20** : 1-22.

MURAT, M., 1939. — Recherches sur le Criquet pèlerin (*Schistocerca gregaria* Forsk., *Acrididae*) en Mauritanie Occidentale (A.O.F.) et au Sahara Espagnol, années 1937 et 1938. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, **30** : 105-204, 5 fig., XI tabl., pl. VII-XIV.

— 1939*a*. — La végétation du Sahara occidental en zone espagnole. *C. r. somm. Séanc. Soc. Biogéogr.*, nº 137 : 63-67, 1 pl.

NÈGRE, R., 1957. — Les *Frankenia* du Maroc. *Trav. Inst. scient. chérif.*, série Bot., nº 12 : 57 p., 12 fig.

— 1962. — Petite flore des régions arides du Maroc occidental. Paris, II : 566 p., pl. 65-151, 4 pl. coul. n. num.

ORMONDE, J., 1976. — Plantas colhidas pelo Eng. L. A. Grandvaux Barbosa no arquipélago de Cabo Verde — IV. Spermatophyta (Leguminosae). *Garcia de Orta*, Sér. Bot., **3** (1) : 33-48.

OZENDA, P., 1958. — Flore du Sahara septentrional et central. Paris, CNRS : 486 p., 176 fig., XVI pl., 1 carte.

— 1977. — Flore du Sahara, 2e éd., Paris, CNRS : 622 p., 176 fig., 60 fig. suppl., XVI pl., 1 carte.

OZENDA, P., et P. QUEZEL, 1956. — Les Zygophyllacées de l'Afrique du Nord et du Sahara. *Trav. Inst. Rech. sahar.*, **14** : 23-83, fig. 1-11.

PEYRE DE FABRÈGUES, B., et J.-P. LEBRUN, 1976. — Catalogue des plantes vasculaires du Niger. Inst. Élevage Méd. vét. Pays trop., *Ét. bot.*, nº 3 : 433 p.

POELLNITZ, K. VON, 1934. — Versuch einer Monographie der Gattung *Portulaca* L. *Fedde Rep. sp. nov. regni veget.*, XXXVII, 10. Nov. 1934 : 240-320.

QUEZEL, P., et S. SANTA, 1962. — Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales. CNRS, I : 558 p., 51 pl. (1642 fig.), pl. phot. A-J.

RICHARD, A., 1850. — *Tentamen florae abyssinicae. In* : Th. LEFEBVRE *et al.*, Voyage en Abyssinie, IV, 3e partie, Hist. nat.-Bot., 1, 1847-48, XI + 472 p. et V, 3e partie, Hist. nat.-Bot., 2, 1850 : 518 p. ; atlas, 1851 (?), 103 pl. (1-102 + 53 bis).

SAUVAGE, C., 1949. — Annotations au Catalogue des plantes du Maroc (fascicule 2), [Nos 124-552]. *Bull. Soc. Sci. nat. Maroc*, **25-27**, 1945-1947 [1949] : 351-409.

— 1951. — Récoltes de M. Ph. Bruneau de Miré au Sahara occidental en 1947-1948. *Bull. Off. natn. anti-acr., Algér.*, (2) : 12 p.

— 1953. — Les récoltes botaniques des missions de l'Office national antiacridien au Sahara occidental (2e note). *Bull. Off. natn. anti-acrid., Algér.*, (4), août 1953 : 28 p.

La « 1re note » est celle de 1951, bien que le titre en soit différent.

SAUVAGE, C., et VINDT J., 1954. — Spermatophytes, fasc. II, Tubiflorales (Convolvulacées et Boraginacées), XIII + 267 p., fig. 1-55 + 18 bis, 30 bis, 37 bis, 42 bis, IV pl., 1 carte h.t. *In* : Flore du Maroc..., *Trav. Inst. scient. chérif.*, série bot., nº 3.

SERINGE, N. C., 1841. — Description et figures des céréales européennes. *Ann. Sc. phys. et nat., d'agric. et d'ind.* (Soc. roy. Agric., etc., Lyon), **4** : 321-384, pl. I-III + III-IX.

SETCHELL, W. A., 1929. — Morphological and phenological notes on *Zostera marina* L. *Univ. Calif. Publs Bot.*, **14** : 389-452.

SICKENBERGER, E., 1901. — Contribution à la Flore d'Égypte. *Mém. Inst. Égypte*, **4** : 167-335.

ŠIRJAEV, G., 1928-1933. — *Generis* Trigonella L. *revisio critica*, I. *Publs Fac. Sc. Univ. Masaryk* (Brno), *Spisy vydáv. Prir. Fak. Masaryk. Univ.*), nº 102, 1928 : 57 p., cartes I-III, pl. I-III — II, nº 110, 1928 : 37 p., cartes IV-IX, pl. IV-VI — III, nº 128, 1930 : 31 p., cartes X-XI, pl. VII-VIII — IV, nº 136, 1931 : 33 p., pl. IX-X — V, nº 148 : 43 p., cartes XII-XV, pl. XI-XII — VI, nº 170, 1933 : 37 p.

TROCHAIN, J., et L. DULAU, 1942. — Quelques particularités anatomiques d'*Avicennia nitidae* (Verbenaceae) de la mangrove ouest-africaine. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **77** : 271-281, fig. 1-2.

TROTTER, A., 1915. — Nuovi materiali per una flora della Tripolitania. *Nuovo. G. bot. ital.*, (2), **22** : 319-364, pl. XIV-XVIII.

UNGAR, I. A., & J. BOUCAUD, 1974. — Comparison of seed proteins in the genus *Suaeda* (Chenopodiaceae) by means of disc gel electrophoresis. *Am. J. Bot.*, **62** (4) : 325-330, fig. 1-2.

VAHL, M., 1790. — *Symbolae botanicae...*, I, 3 ff. n. n. + 85 p., XXV pl.

— 1805. — *Enumeratio plantarum...* Vol. secundum, Hauniae, VIII + 4 ff. n.n. + 423 p.

J. Raynal a montré (*Adansonia*, (2), 17, 1 : 45) que le 2e volume semble avoir paru en décembre 1805.

Vasilienko, I. T., 1953. — ОБЗОР ВИДВ РОДА *Trigonella* L. *Acta Inst. bot. Komarovi*, Ac. Sc. URSS, Ser. I, *Flora et system. : Plantae vasculares*, **10** : 124-269, fig. 1-14.

Vermischte neue Diagnosen. *Fedde Rep. nov. sp. regn. veget.*, V, 20 Janv. 1908 : 185-192.

Vermischte neue Diagnosen. *Fedde Rep. nov. sp. regn. veget.*, IX, 10 Juni 1911 : 492-496.

Vindt, J., 1953. — Monographie des Euphorbiacées du Maroc, I. *Trav. Inst. scient. chérif.*, série Bot., nº 6, xx + 219 p., 48 fig., III pl., 1 carte.

Warburg, O., 1905. — *Generis* Ficus *species et varietates novae africanae. Bot. Jahrb.*, **36** : 210-212.

Wildeman, E. de, et Th. Durand, 1899-1900. — Contributions à la flore du Congo. *Ann. Mus. Congo*, Bot., série II, I, 36 [1899] + iv-95 p. [1900], XXVII pl.

Wit, H. C. D. de, 1975. — Typification of *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit, *Lysiloma latesiliquum* (L.) Bch., and *Acacia glauca* (L.) Moench. *Taxon*, **24** (2-3) : 349-352.

Zafrfan, J., 1967. — Note sur le genre *Launea* Cass. en Afrique du Nord et au Sahara. *Annls Fac. Sci. Marseille*, **39** : 195-218, 2 fig. n.n., VII pl.

Zohary, M., 1966. — *Flora Palestina*. Part 1. Jerusalem, texte : xxxix + 374 p., 2 cartes, atlas : xxxvi p., 495 pl.

— 1972. — *Flora Palestina*. Part 2. Jerusalem, texte : 489 p., atlas : xxix + 19 p., 656 pl.

Manuscrit déposé le 30 mars 1978.

Erratum

Bull. Mus., nº 461, Bot. 32, 1977 :

1. P. 79, ligne 16 (du bas), ajouter : ≥ avant : calice.
2. P. 87, au lieu de *Hibiscus micranthus*, lire : *Hibiscus longisepalus* Hochreutiner, 1916 (cf. P. Jaeger, *Icones Plantarum africanarum*, IFAN, Dakar, VI, nº 125, texte et planche (gr., fig 9).

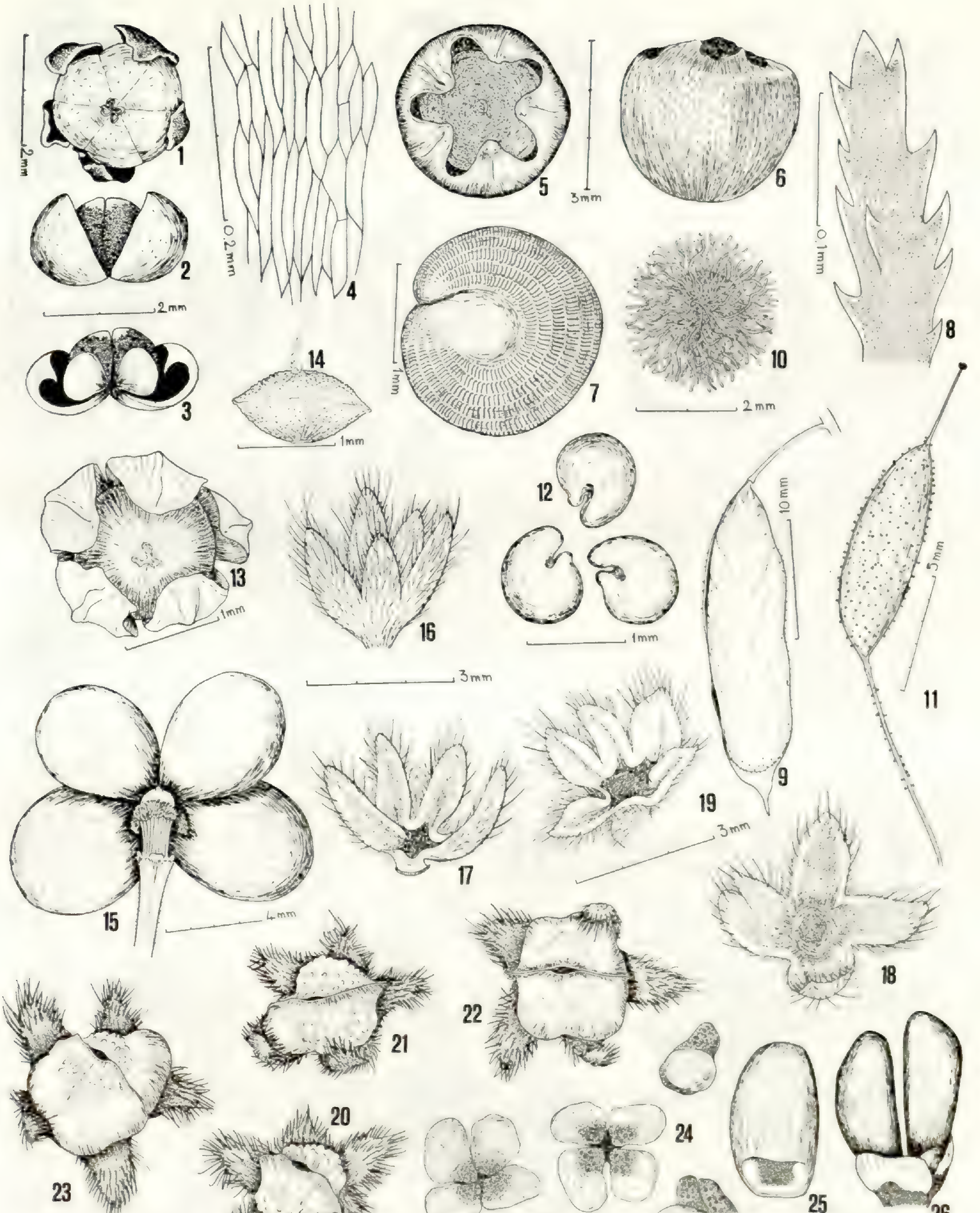


Fig. 1-26

1, *Andrachne telephioides*, capsule, vue apicale — 2, *idem*, capsule déhiscente — 3, *idem*, demi-capsule, vue interne, avec la lame arrondie du septum intercarpellaire — 4, *idem*, épiderme de la lame arrondie — 5, *Beta patellaris*, périanthe fructifère, vue apicale — 6, *idem*, vue latérale — 7, *idem*, graine — 8, *Cenchrus setigerus*, apex d'une soie de l'involucre — 9, *Cleome africana*, capsule — 10, *idem*, graine — 11, *Cleome brachycarpa*, capsule — 12, *idem*, graines — 13, *Chenopodium murale*, périanthe fructifère — 14, *idem*, graine, profil — 15, *Grewia tenax*, fruit quadruple ; le segment strié est l'androgynophore — 16-17, *Heliotropium bacciferum* (16162), calice — 18-19, *idem* (16152), calice — 20-21, *idem*, ssp. *erosum*, nucules — 22-23, *idem*, nucules à dilatations spongieuses d'origine inconnue — 24, *idem* (16152), nucules — 25, *Lavandula stricta*, nucule — 26, *idem*, nucules en place.

Fig. 27-52

27, *Lavandula stricta*, tétrakène — 28, *idem*, rameau fructifié — 29, *idem*, calice fructifère ouvert montrant le tétrakène et les supports de deux nucules — 30, *Limeum indicum*, calice et carpelles — 31, *idem*, carpelle, face dorsale — 32, *idem*, *idem*, face mésiale — 33-34, *idem*, graine — 35, *idem*, embryon — 36, *idem*, couronne staminale (filets, les anthères tombées) — 37, *idem*, pétales — 38-39, *Indigofera sessiliflora*, gousse — 40, *idem*, graines (de la gousse fig. 38) — 41, *Lotus jolyi*, gousse — 42, *Pulicaria undulata* akène — 43, *idem*, soie du pappus — 44, *idem*, *idem*, extrémité proximale — 45-46, *Salsola baryosma* (16172), fruit — 47, *idem*, embryon — 48-49, *idem*, périanthe fructifère — 50, *idem*, partie basilaire d'une des ailes 51, *Salsola* sp. (16288), périanthe fructifère — 52, *idem*, une des ailes.

Fig. 53-92

53, *Salsola* sp. (16288), fruit jeune (stigmates brun chocolat) — 54, *Sporobolus robustus*, épillets — 55, *idem*, caryopse — 56, *Traganum moquini* (16176), périanthe fructifère après section d'une partie de l'étage supérieure et de la base — 57, *idem*, graine (jaunâtre) encore en partie incluse dans le tégument carpellaire — 58, *idem* (16293), périanthe fructifère, les pièces externes écartées pour montrer le fruit — 59, *idem, idem*, pièces externes partiellement supprimées — 60, *idem*, fruit — 61, *idem*, graine (brun noir) — 62, *Zygophyllum simplex*, fruit — 63, *idem*, méricarpe — 64-65, *idem*, en cours de déhiscence hygrochasique — 66, *idem*, graines (brunes) — 67, *Zaleya pentandra*, fruit — 68-69, *idem*, demi-fruit — 70-71, *Zygophyllum waterlotii* (16303), fruits — 72, *idem*, graines — 73-75, *idem* (16205), fruits — 76, *idem* (16257), fruit très jeune — 77-80, *idem*, fruits encore assez jeunes (graines vertes) — 81, *Amaranthus muricatus*, fruit — 82, *idem*, graine (noir luisant) — 83, *idem*, embryon — 84-85, *Andrachne telephioides* (16145), graine — 86-87, *Andrachne gruveli*, graine — 88-89, *Arthrocnemum indicum*, utricule exposant la graine — 90-91, *idem*, graine — 92 *Atriplex semibaccata*, graine nue.

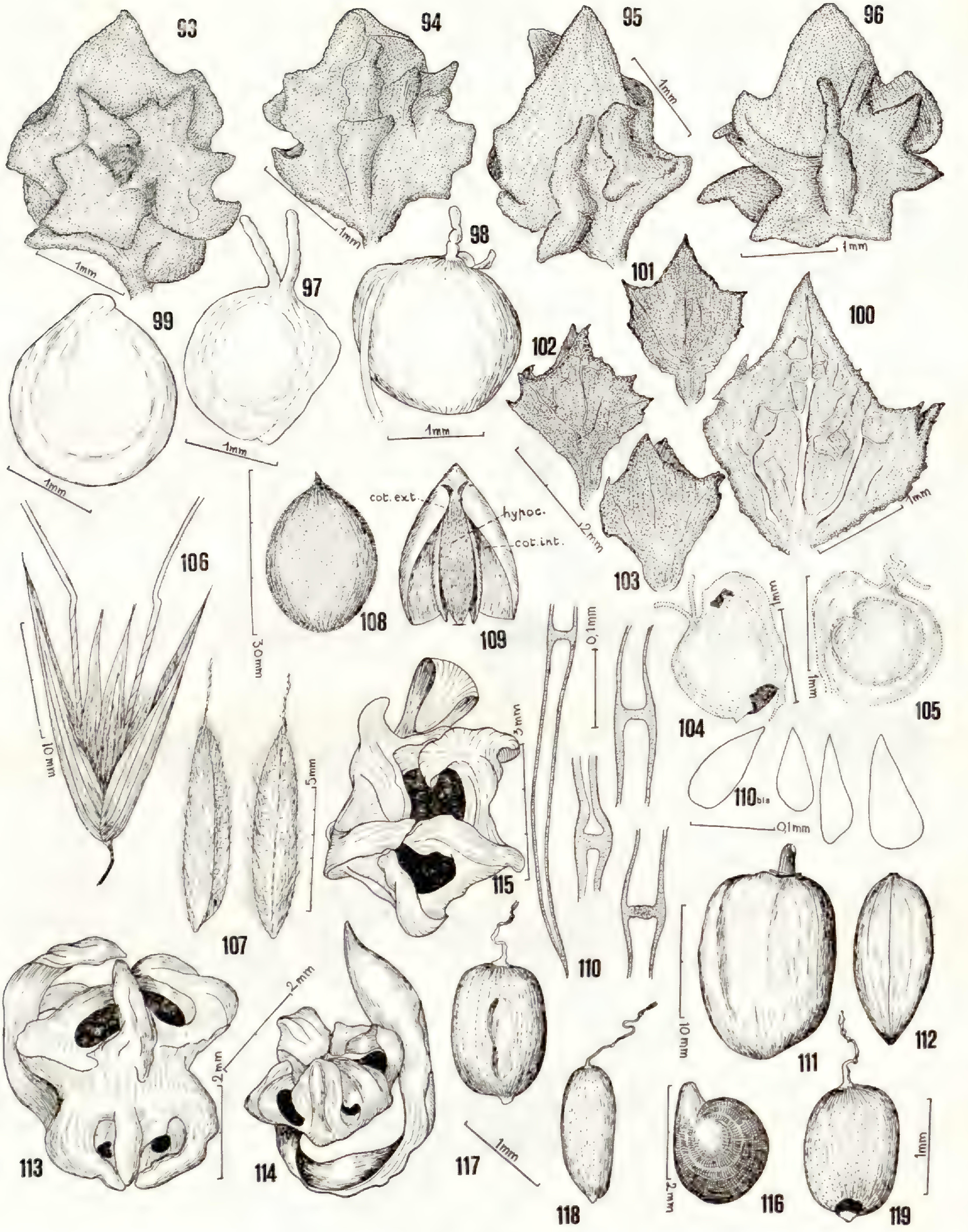


Fig. 93-119

93-96, *Atriplex glauca*, périanthe fructifère — 97-98, *idem*, utricule — 99, *idem*, graine — 100-103, *Atriplex semibaccata*, périanthe fructifère — 104, *idem*, utricule, avec le tégument un peu déchiré, exposant la graine — 105, *idem*, utricule intact — 106, *Avena* sp., épillet — 107, *idem*, caryopse — 108, *Avicennia africana*, fruit — 109, *idem*, embryon, avec les cotylédons externes un peu écartés pour exposer l'hypocotyle — 110, *idem*, poils de l'indument du fruit — 110 bis, *idem*, poils de l'hypocotyle — 111, *Azidarachta indica*, fruit — 112, *idem*, noyau — 113, *Beta vulgaris* (16231), périanthe fructifère et bractée — 114-115, *idem* (16232), *idem* — 116, *idem* (16 232), graine — 117-119, *Cenchrus ciliaris*, caryopse.

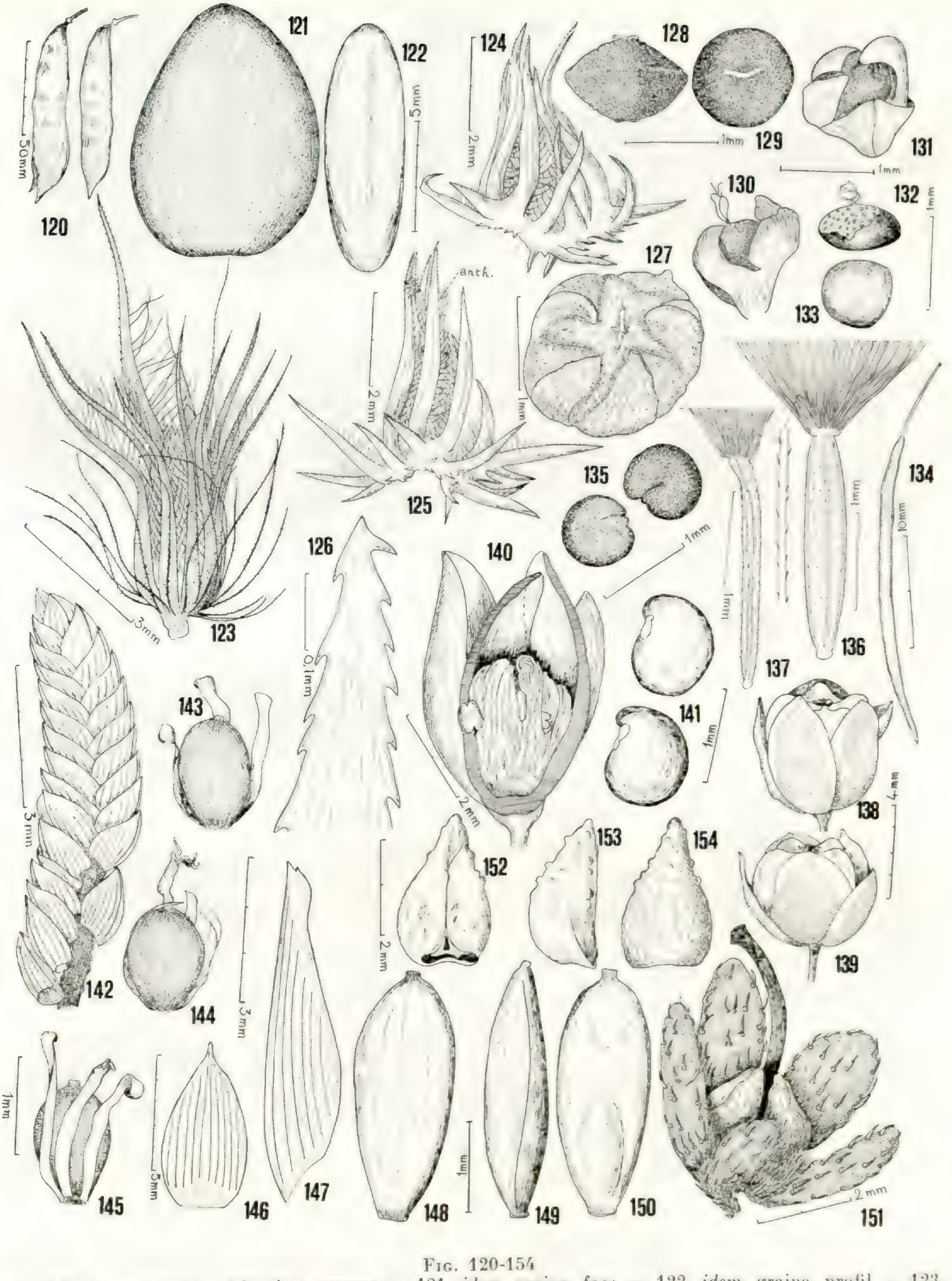


Fig. 120-154

120, *Caesalpinia pulcherrima*, gousse — 121, *idem*, graine, face — 122, *idem*, graine, profil — 123, *Cenchrus ciliaris*, épillet — 124-125, *Cenchrus biflorus*, épillets — 126, *idem*, apex d'une épine de l'involucre — 127, *Chenopodium* sp., périanthe fructifère — 128-129, *idem*, graine — 130-131, *Chenopodium ambrosioides*, périanthe fructifère — 132, *idem*, fruit : utricule membraneuse déchirée exposant la graine — 133, *idem*, graine (brune) — 134, *Cleome scaposa*, capsule — 135, *idem*, graines — 136, *Aster squamatus*, akène, face — 137, *idem*, *idem*, profil — 138-139, *Corbichonia decumbens*, capsule et calice — 140, *idem*, coupe de la fleur, montrant la masse pétaloïde des staminodes — 141, *idem*, graines — 142, *Cyperus laevigatus*, épillet — 143-145, *idem*, akènes — 146, *Cyperus crassipes*, glume — 147, *idem*, glume (profil) — 148-150, *idem*, akènes — 151, *Echiochilon chazaliei*, calice fructifère — 152-154, *idem*, nucule.

Fig. 155-181

155, *Echiochilon chazaliei*, calice fructifère — 156, *Eleocharis atropurpureus*, épillet et akènes — 157, *Elyonurus royleanus*, paire d'épillets — 158, *idem*, glume inférieure — 159, *idem*, caryopse — 160, *Euphorbia dracunculoides*, capsule — 161-162, *idem*, graine — 163, *Fagonia latifolia isotricha*, capsule — 164, *idem*, *idem*, déhiscente — 165, *idem*, graines — 166, *Fimbristylis quinquangularis*, épillet — 167, *idem*, akènes — 168-170, *Frankenia corymbosa*, capsule — 171, *idem*, graines — 172, *Heliotropium strigosum*, calice, après la chute des nucules — 173, *idem*, calice fructifère — 174, *idem*, nucule vue par sa face d'accolement — 175, *Hordeum vulgare pallidum*, arête — 176-177, *idem*, caryopse — 178-180, *Leucaena leucocephala*, gousses — 181, *idem*, graine.

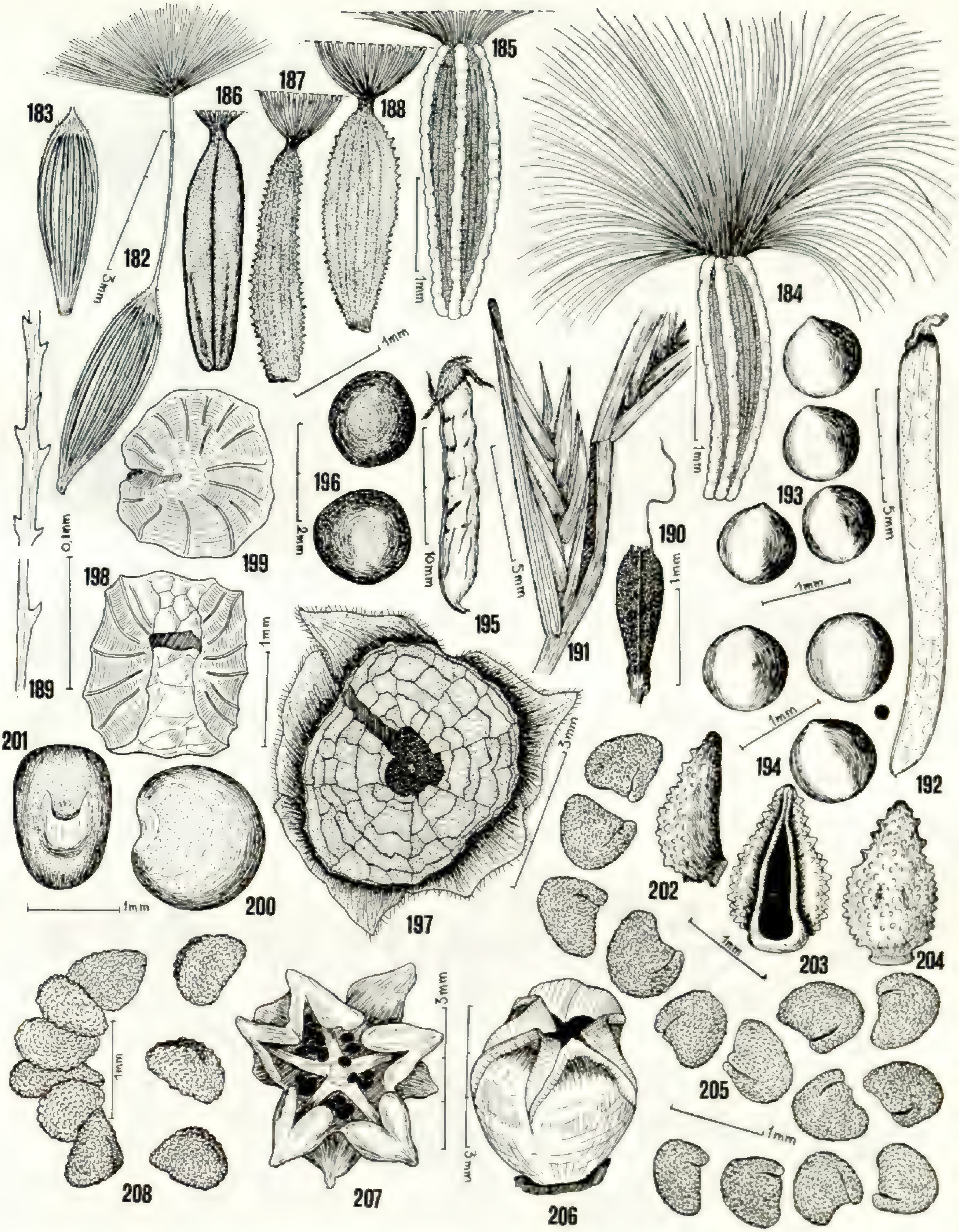


Fig. 182-208

182-183, *Lactuca sativa*, akène — 184-185, *Launea arborescens*, akène — 186-188, *Launea intybacea*, akènes — 189, *idem*, soies du pappus — 190, *Limonium tuberculatum*, capsule — 191, *Lolium* sp., épillet — 192, *Lotus glinoides*, gousse — 193, *idem*, graines (env. 20 par gousse) — 194, *idem*, graines plus petites (env. 30-32 par gousse) — 195, *Lotus roudairei*, gousse — 196, *idem*, graines — 197, *Molva parviflora*, fruit, vue apicole — 198, *idem*, méricarpe, face mésiale — 199, *idem*, *idem*, face latérale — 200, *idem*, *idem*, graine, face latérale — 201, *idem*, *idem*, face hilaire — 202-204, *Megastoma pusillum*, nucules — 205, *Mesembryanthemum cristallinum*, graine — 206, *Mesembryanthemum nodiflorum*, capsule dégagée de son parenchyme cortical — 207, *idem*, *idem*, vue apicale, déhiscence hygrochasique — 208, *idem*, graines.

Fig. 209-228

209, *Mesembryanthemum cryptanthum* (16246), capsule dégagée de son cutex parenchymateux — 210, *idem*, *idem* — 211, *idem*, graines — 212, *Nerium oleander*, capsule — 213, *idem*, graine (soies du pappus lisses) — 214, *idem*, graine débarrassée de sa pilosité — 215, *Nicotiana glauca*, calice fructifère — 216, *idem*, capsule déhiscente, après suppression du calice — 217, *idem*, graines — 218-219, *Aster squamatus*, akènes — 220, *idem*, soies du pappus — 221, *Nothoscordon inodorum*, capsule en place — 222, *idem*, capsule en déhiscence, tépales supprimés — 223, *Ruppia maritima*, fruits — 224, *idem*, graines (blanchâtres) — 225, *Prosopis juliflora*, gousses — 226, *idem*, graine — 227, *Reseda villosa*, capsule —228 , *idem*, *idem*, sommet.

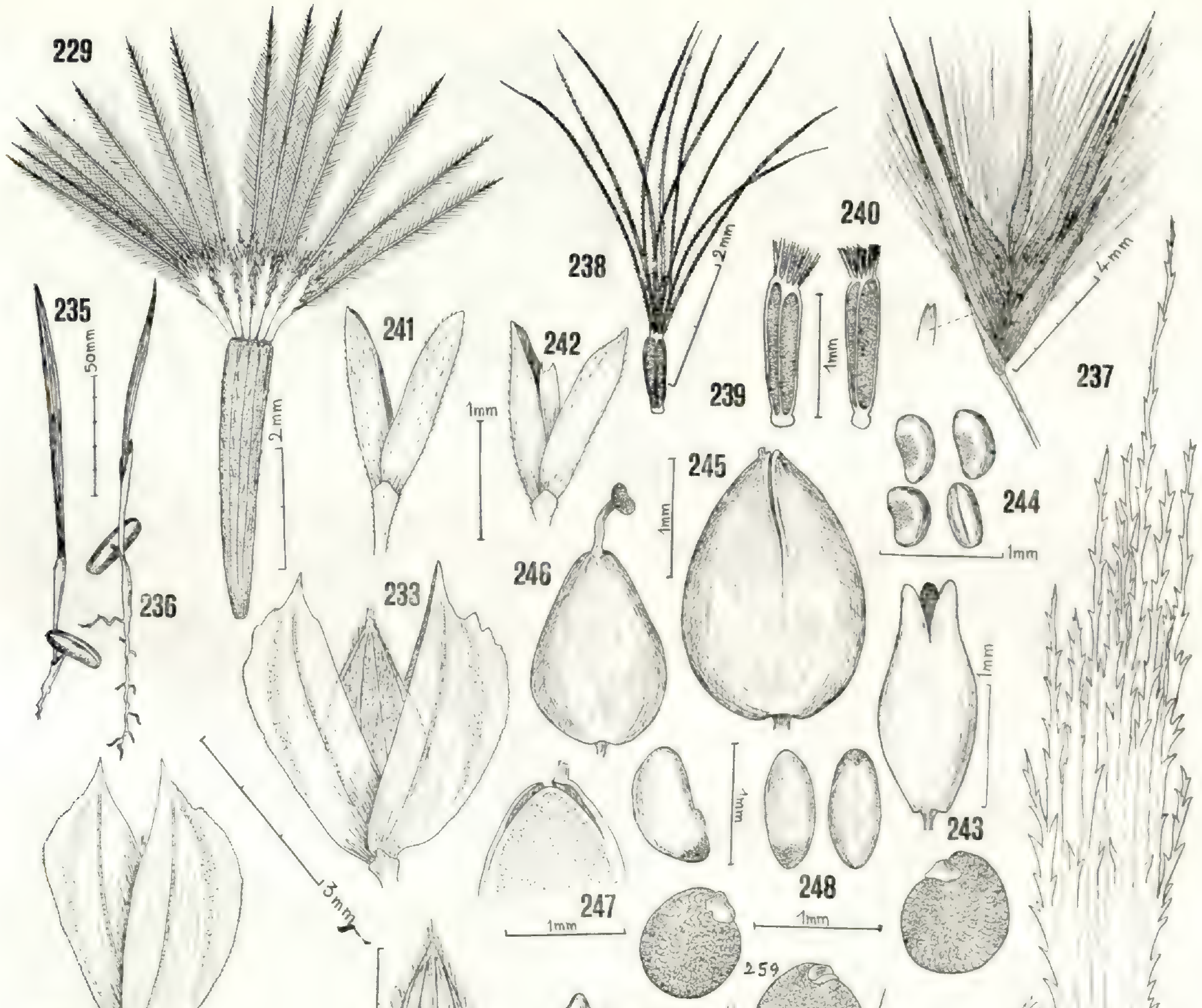


Fig. 229-260

229, *Pegolettia senegalensis*, akène — 230, *idem*, écaille externe du pappus — 231, *Phalaris canariensis*, épillet — 232-233, *Phalaris minor*, épillet — 234, *idem*, caryopse — 235-236, *Phoenix dactylifera*, plantule — 237, *Phragmites australis*, épillet — 238-240, *Pluchea ovalis*, akène — 241-242, *Polypogon semiverticillatus*, épillets — 243, *Polycarpaea nivea*, capsule — 244, *idem*, graines — 245-246, *Scoparia dulcis*, capsule — 247, *idem*, sommet d'une capsule, avec vestige du style — 248, *idem*, graines — 249, *Polypogon monspeliensis* (16219), épillet — 250, *idem* (16175), *idem* — 251, *Portulaca oleracea*, capsule — 252-256, *idem*, « couvercle » de la pyxide — 257-258, *idem*, base de la pyxide — 259, *idem*, graines — 260, *Ruppia maritima*, fruit.

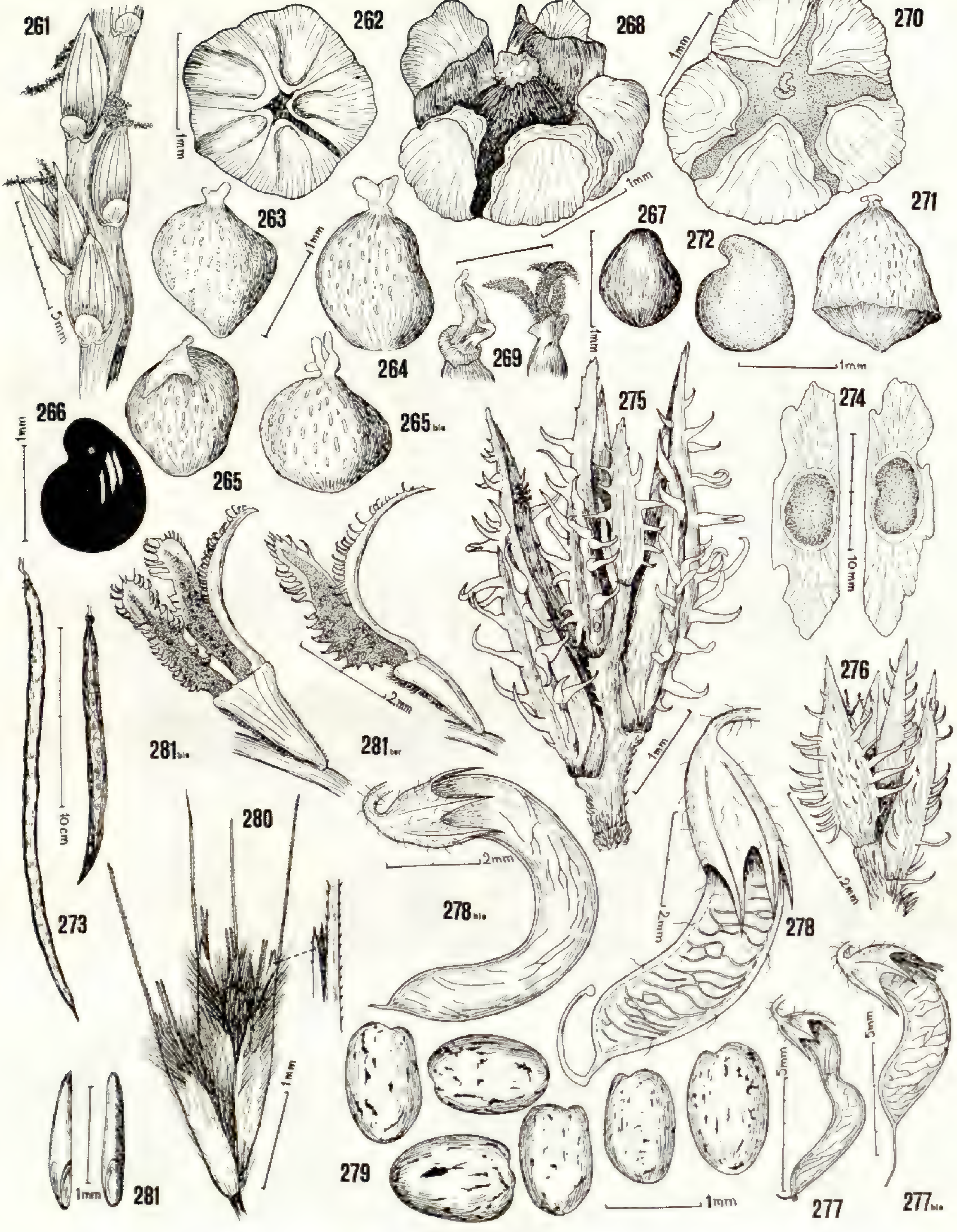


Fig. 261-281

261, *Stenotaphrum secundatum*, épillets — 262, *Suaeda* sp. (16270), périanthe fructifère — 263-265 bis, *idem*, utricule — 266, *idem*, graine (noir brillant) — 267, *Suaeda* sp. (16291), graine (noir luisant) — 268, *Suaeda* sp., (16266), périanthe fructifère — 269, *idem*, région apicale de l'utricule — 270, *Suaeda* (16271), périanthe fructifère — 271, *idem*, utricule — 272, *idem*, graine — 273, *Tecoma stans*, gousses — 274, *idem*, graines — 275-276, *Tragus racemosus*, épillets — 277-278, *Trigonella stellata*, gousses — 279, *idem*, graines — 280, *Triraphis pumilio*, épillet — 281, *idem*, caryopse (ambrée) — 281 bis-ter, *Leptothrium senegalense*, épillet.

Fig. 282-308

282, *Samolus valerandi*, périanthe fructifère — 283, *idem*, graines — 284-287, *Scoparia dulcis*, capsule — 288, graines — 289, *Sesuvium sesuvioides*, calice fructifère — 290, *idem*, pyxide — 291, *idem*, graines — 292-293, *Sesuvium portulacastrum*, capsule — 294, *idem*, calice en partie supprimé, coiffe de la pyxide en voie de décollement — 295, *idem*, graine (1, noir vif ; 2, noir moins accentué ; 3, clair) — 296, *Setaria verticillata*, épillets avec les soies involucrales — 297-298, *idem*, épillet — 299, *idem*, caryopse (couleur ambre avec une plage claire) — 300, *Sonchus oleraceus*, akène — 301-302, *Spartina maritima*, portion d'épi (les 2 faces) — 303, *Spergularia media*, capsule, avec 7 graines collées à l'indument glanduleux du calice — 304, *idem*, graine (brun chocolat) — 305, *Spergularia marina*, calice et capsule — 306, *idem*, graines aptères (brunes) — 307, *idem*, graines aptères d'une capsule homosperme — 308, *idem*, graines ailées.

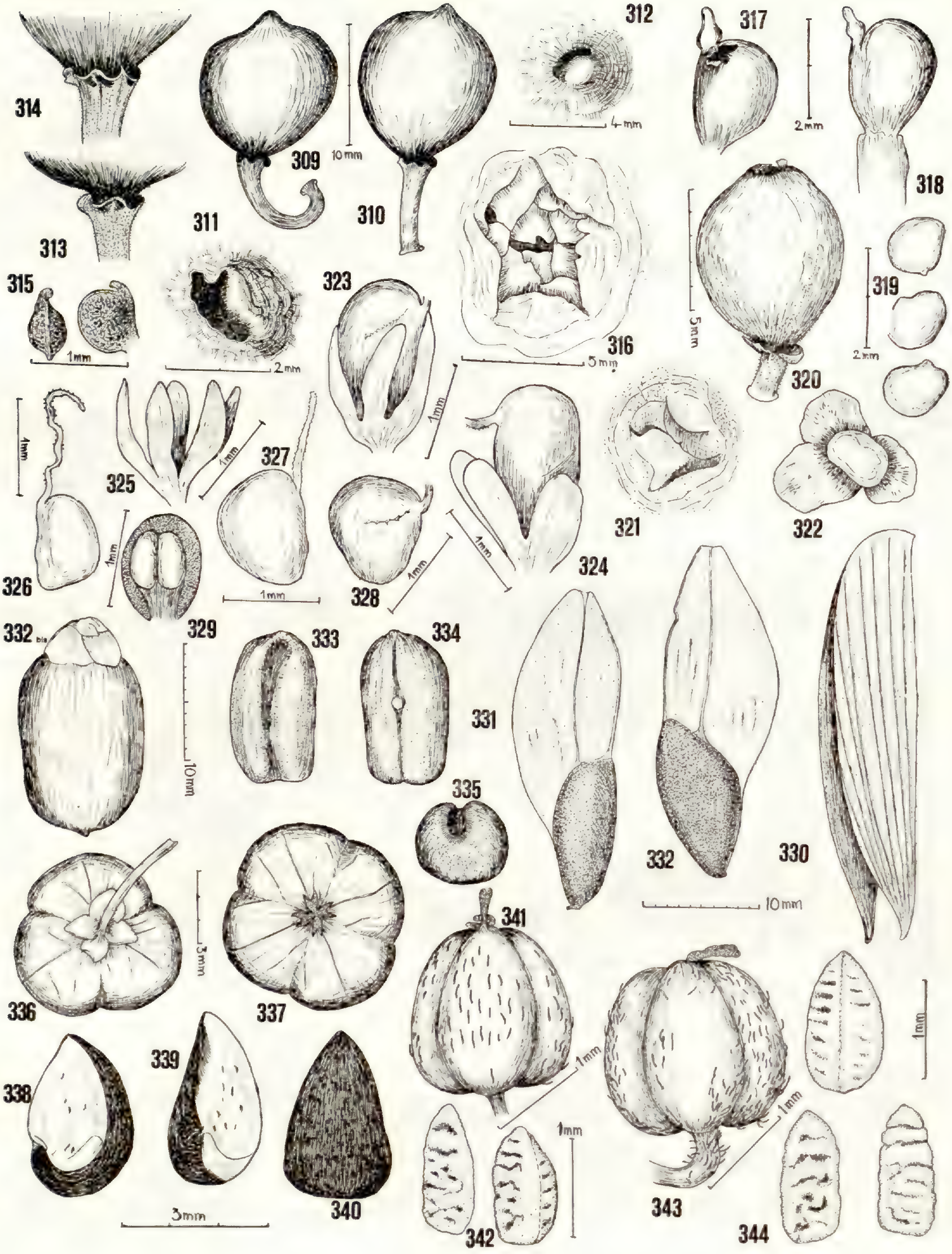


Fig. 309-344

309-310, *Ficus abutilifolia*, réceptacles (*a-b*) — 311, *idem*, (*a*) ostiole — 312, *idem* (*a*), *idem* — 313, *idem* (*a*), cupule involucrale — 314, *idem* (*b*), *idem* — 315, *idem*, graine — 316, *Ficus gnapholocarpa*, ostiole — 317-318, *idem*, fleur ♀ — 319, *idem*, graine — 320, *Ficus lecardii*, réceptacle — 321, *idem*, ostiole — 322, *idem*, base du réceptacle — 323-324, *idem*, fleur ♀ — 325, *idem*, *idem*, calice — 326-328, *idem*, *idem*, ovaire — 329, *idem*, étamine — 330, *Reissantia parvifolia*, une des 2 valves d'un méricarpe — 331-332, *idem*, graine — 332 bis, *Phoenix reclinata*, fruit — 333-335, *idem*, noyau — 336-337, *Securinega virosa*, fruit (la figure 337 représente un fruit 4-carpellé) — 338-340, *idem*, graines — 341, *Euphorbia forskålii* (15862), capsule — 342, *idem*, graines — 343, *idem* (15972), capsule — 344, *idem*, graines.

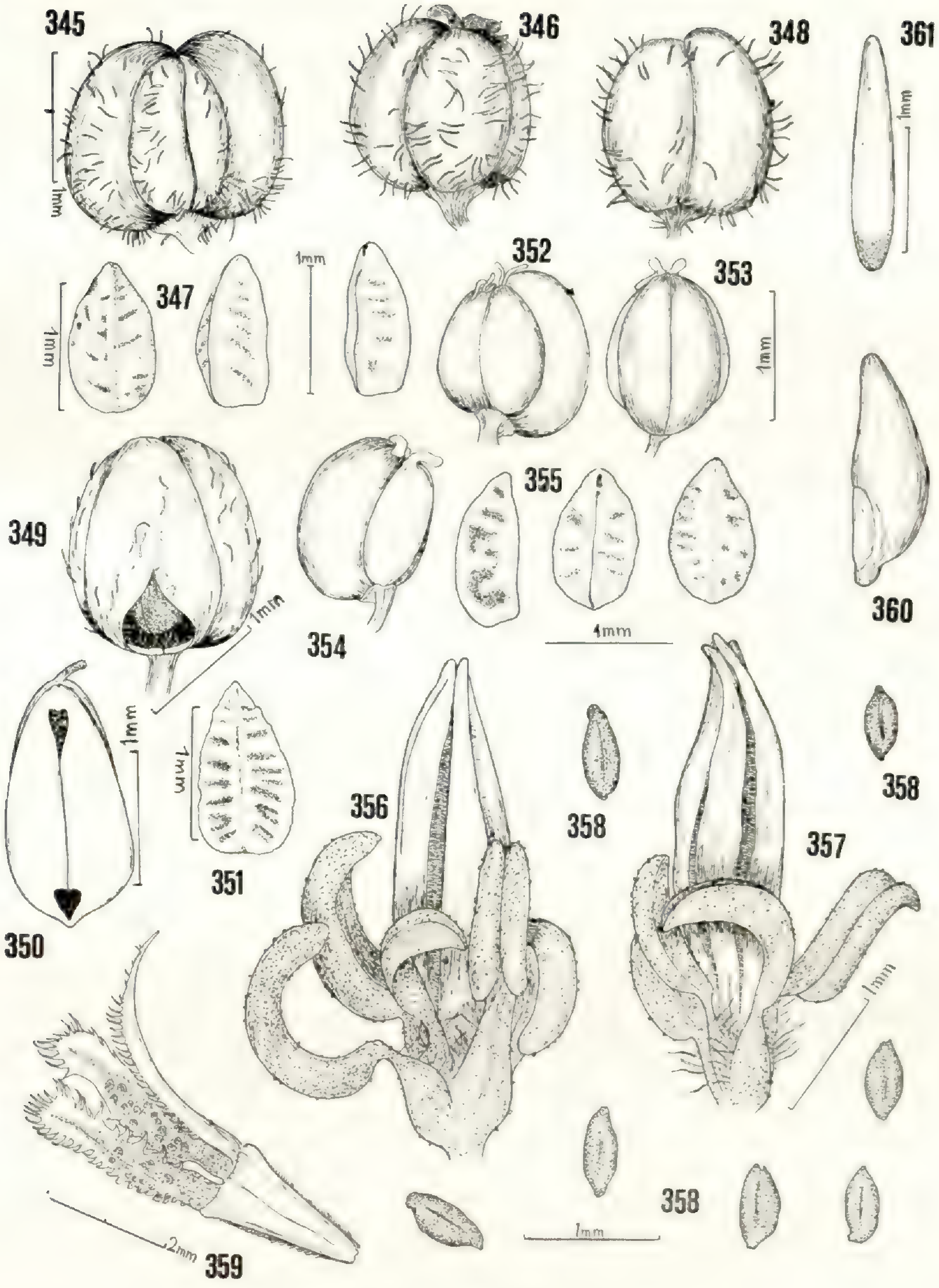


Fig. 345-361

345, *Euphorbia granulata* (15579), capsule — 346, *idem*, *idem* — 347, *idem*, graines — 348, *Euphorbia granulata* (Oued Tachrakète, s.n.), capsule — 349, *Euphorbia forskålii* (15891), capsule — 350, *idem*, face mésiale d'un coccus — 351, *idem*, graine — 352-354, *Euphorbia inaequilatera* (15539), capsule — 355, *idem*, graines — 356-357, *Frankenia pulverulenta*, capsules — 358, *idem*, graines — 359, *Leptothrium senegalense*, épillet — 360, *idem*, caryopse, vue latérale — 361, *idem*, *idem*, vue ventrale.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **1**, 1979,
section B, nº 1 : 53-63.

Étude cytophotométrique de l'ADN nucléaire chez quelques espèces du genre *Bupleurum* L. (Umbelliferae)

par Anne-Marie Cauwet-Marc *

Mots-clés : ADN nucléaire, Polyploïdie, Races chromosomiques, Nombres de base, Évolution, Phylogénie. — *B. junceum* L., *B. multinerve* DC., *B. ranunculoides* L., *B. rigidum* L. subsd. *rigidum*.

Résumé. — Le dosage de l'ADN nucléaire par la méthode cytophotométrique de la double longueur d'onde a été réalisé chez quelques espèces du genre *Bupleurum* L. Plusieurs problèmes ont été abordés concernant les relations qui existent, d'une part entre la quantité d'ADN nucléaire et les différents degrés de polyploïdie (races chromosomiques de *B. ranunculoides* L.), d'autre part entre la quantité d'ADN nucléaire, les types biologiques (vivace ou annuel) et les nombres de base (x = 7 ou x = 8) (étude de *B. junceum* L., *B. multinerve* DC., *B. rigidum* L. subsp. *rigidum*).

Abstract. — *A cytophotometric study of nuclear DNA in several species of the genus* Bupleurum *L. (Umbelliferae)*. — Quantitation of nuclear DNA by a double wavelength cytophotometric technique was carried out for several species of the genus *Bupleurum* L. Several problems were considered concerning the relationships which exist on the one hand between the quantity of nuclear DNA and the different degrees of polyploidy (chromosomic races of *B. ranunculoides* L.), and on the other hand between the quantity of nuclear DNA, the biological type (perennial or annual) and the basic numbers (x = 7 or 8) (study of *B. junceum* L., *B. multinerve* DC., *B. rigidum* L. subsp. *r igidum*).

L'étude caryologique de 322 populations rattachées au genre *Bupleurum* L., juxtaposée à un ensemble de résultats précédemment acquis a permis de mettre en évidence, à côté de plusieurs cas intéressants de dysploïdie (*B. atlanticum* Murb., *B rigidum* L.) et d'aneuploïdie (*B. mairei* Panel. et Vindt., *B. montanum* Coss.), un nombre élevé d'espèces polyploïdes (paléopolyploïdes et mésopolyploïdes rattachés au sous-genre *Tenoria* (Sprengl.) Cauwet et localisés essentiellement dans le Bassin méditerranéen occidental ; néopolyploïdes rattachés au sous-genre *Bupleurum* et dont l'aire de répartition intéresse plus particulièrement l'Eurasie). Par ailleurs, à la suite de ces travaux, cinq nombres de base différents (x = 4, 6, 7, 8 et 11) sont actuellement reconnus pour le genre.

L'intérêt phylogénique présenté par ces différents problèmes nous a dès lors conduite à rechercher leur traduction au niveau génétique par l'intermédiaire du dosage de leur ADN nucléaire.

Dans un premier temps, nous avons tenté de résoudre deux problèmes très précis : d'une part, les mécanismes de l'évolution chromosomique par polyploïdie, d'autre part, les modifications de la quantité d'ADN en fonction des différents nombres de base.

* *Laboratoire de Biologie Végétale, Centre Universitaire, 66025 Perpignan cedex.*

Le premier problème a été abordé chez *B. ranunculoides* L. pour lequel nous disposions de populations diploïdes, tétraploïdes et hexaploïdes ; le second, qui a utilisé comme matériel d'étude des populations de *B. rigidum* L. subsp. *rigidum* (espèce vivace à x = 8), de *B. junceum* L. (espèce annuelle à x = 8) et de *B. multinerve* DC. (espèce vivace à x = 7), nous a permis de combiner successivement le type biologique (vivace ou annuel) et les deux nombres de base (x = 7 et x = 8) les plus représentés dans le genre.

I. Méthodes

Depuis qu'il a été démontré que l'ADN contenait l'information génétique, les scientifiques ont cherché à apprécier quantitativement celle-ci par l'intermédiaire du dosage de son support chimique. Indépendamment des restrictions théoriques inhérentes à ces tentatives, les chercheurs se sont heurtés à des problèmes technologiques non encore parfaitement résolus.

Cependant, après de très nombreux essais dans ce domaine, il est actuellement possible de subdiviser les méthodes de dosage en deux catégories : celles basées sur l'extraction biochimique suivie d'une purification et qui permettent d'aboutir à un dosage pondéral par spectrophotométrie, et celles dites cytophotométriques, effectuées directement sur le noyau par mesure colorimétrique après réaction de Feulgen.

Si les premières peuvent laisser présager des différenciations plus fines par suite de séparations sélectives, les secondes ont hérité aujourd'hui d'une technologie plus fiable. C'est la raison pour laquelle, après avoir tenté quelques essais fondés sur le premier principe [1] nous avons retenu l'une des techniques qui repose sur le second : mesure cytophotométrique de l'ADN nucléaire total par la méthode dite de la double longueur d'onde. Celle-ci permet, non seulement une bonne reproductibilité, mais fournit également un moyen statistique de définir les phases du cycle mitotique appréhendées. Il s'agit d'une appréciation relative, basée sur la loi de Beer-Lambert, de la quantité d'ADN de noyaux choisis sur des coupes fines colorées par la réaction de Feulgen.

Cette technique a été appliquée soit à des boutons floraux, soit à des méristèmes radiculaires. Ceux-ci sont fixés durant 24 heures dans le F.A.A., puis transférés pour conservation dans de l'alcool à 70°. Le matériel est ensuite inclus dans la paraffine à 56-58° coupée à 8 μm d'épaisseur, étalé sur lame, puis coloré selon la technique préconisée par Le Coq (1972). Nous nous sommes efforcée d'opérer dans des conditions standard et de traiter chaque problème en une seule opération de la manière suivante : les lames sont plongées 1 mn dans HCl N/1 froid puis 15 mn dans HCl N/1 à 60°, enfin 1 mn dans HCl N/1 froid. Après un séjour de 2 h 30 dans le réactif de Schiff (produit sous cachet Gurr's), elles sont lavées 10 mn à l'eau courante puis passées dans 2 bains successifs de métabisulfite de sodium durant 10 mn. Après lavage à l'eau courante (30 mn) et déshydratation, les coupes sont montées au Baume du Canada.

Les mesures sont effectuées à l'aide du microcytophotomètre MPV Leitz.

Les quantités d'ADN sont déterminées selon la méthode de la double longueur d'onde (Ornstein, 1952 ; Patau, 1952). Le choix de ces longueurs d'onde a été effectué selon la

1. A cette occasion nous remercions très amicalement Françoise Grellet (Laboratoire de Physiologie végétale, Université de Perpignan) qui a bien voulu prendre en charge ces manipulations.

technique préconisée par Mendelsohn (1966) et Garcia & Ioro (1966). Elles ont été définies comme étant respectivement égales à :

— 485 et 570 nm, pour l'étude de la variation interspécifique (traitée sur des racines de *B. ranunculoides* L., x = 7 et *B. multinerve* DC., x = 7, taxons diploïdes),

— 470 et 570 nm, pour l'étude de la variation en fonction du type biologique (traitée sur les racines de *B. rigidum* L. vivace et de *B. junceum* L. annuel, x = 8, taxons diploïdes),

— 460 et 570 nm, pour l'étude de la variation en fonction du nombre de base (traitée sur des racines de *B. multinerve* DC., x = 7, et de *B. rigidum* L., x = 8, taxons diploïdes),

— 515 et 560 nm, pour l'étude de la variation en fonction du degré de polyploïdie (traitée sur des racines de *B. ranunculoides* L., taxons di, tétra, hexaploïdes).

Afin de résoudre les problèmes ainsi posés nous avons effectué 50 à 100 mesures pour chacune des espèces ; les noyaux ont tous été choisis au stade quiescent ; il s'agissait de noyaux localisés dans les tissus périphériques de la racine, au-dessus de la zone méristématique. Le choix des noyaux déterminés comme quiescents implique que nous nous trouvions dans la phase G 1 du cycle mitotique et donc que leur quantité d'ADN soit égale à 2 C « component » (C étant le symbole de « component » correspondant à n chromosomes de l'espèce considérée). Si certains noyaux quiescents se trouvaient à la limite de cette phase G 1 (et donc possédaient une quantité d'ADN supérieure à 2 C), ce qu'il est impossible de dire sur une simple observation, le nombre élevé de noyaux isolés (50 à 100) qui s'ordonnent selon une distribution normale nous a facilement permis de les repérer lors de la construction des histogrammes dans lesquels ils ne s'intégraient pas.

Comme Guervin, Le Coq et Laroche (1975), nous nous sommes adressée non seulement à la quantité d'ADN intranucléaire de chaque espèce envisagée, exprimée en unités arbitraires UAF (unité d'absorption des radiations après coloration par la méthode de Feulgen), mais également à la quantité d'ADN par chromosomes et à la densité en ADN des chromosomes [1] en extrapolant les résultats trouvés sur les noyaux quiescents à 2 C.

II. Relations entre la quantité d'ADN et le degré de polyploïdie

L'étude des relations entre la quantité d'ADN nucléaire et la polyploïdie a été abordée chez *Bupleurum ranunculoides* L. au niveau de trois races chromosomiques : diploïde, tétraploïde et hexaploïde. Notre travail avait pour but de savoir si les différentes races chromosomiques mises en évidence chez ce taxon étaient le résultat de phénomènes d'auto ou allopolyploïdie.

Bien que depuis une vingtaine d'années de nombreux travaux aient été effectués dans ce sens, aucun d'entre eux n'a eu pour base les Ombellifères : ceux de Mello-Sampayo (1961) et Halka (1964) se rapportent aux Luzules, celui d'Amato et Avanzi (1965) au genre *Marsilea* (Ptéridophytes), ceux de Rothfels *et al.* (1966 et 1968) aux Renonculacées

1. La densité d'ADN est donnée par la quantité totale d'ADN exprimée en unités UAF rapportée à la somme des volumes de tous les chromosomes (volume en μm^3, calculé d'après des mesures effectuées sur 10 plaques métaphasiques ; l'ensemble des chromosomes est assimilé à un cylindre dont le diamètre et la hauteur correspondent respectivement à la largeur moyenne D et à la longueur totale de ces chromosomes ; les mesures sont données en μm).

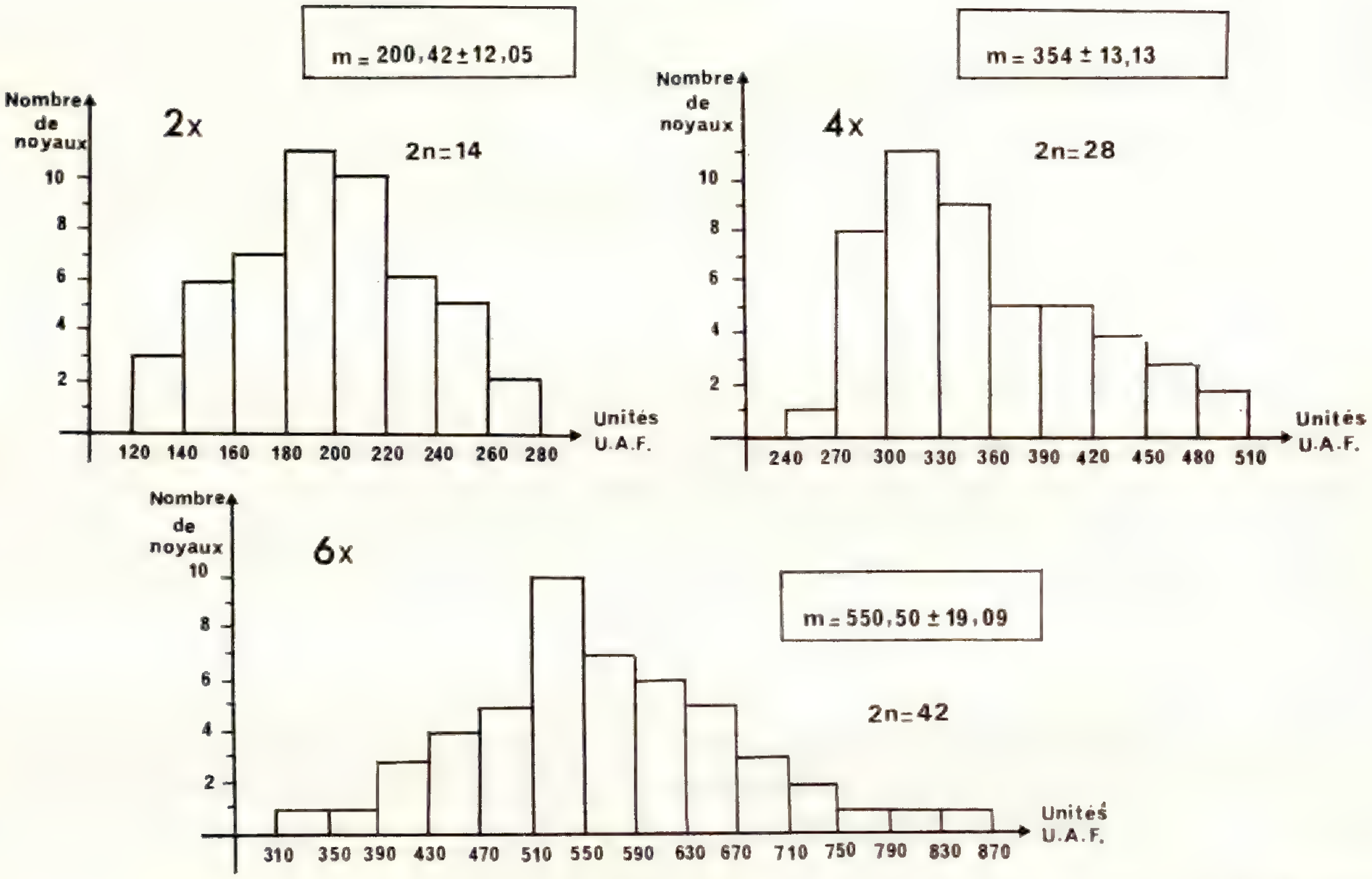


Fig. 1. — Distribution des quantités d'ADN à l'intérieur des trois races chromosomiques de *Bupleurum ranunculoides* L.

et aux Droseracées et, plus près de nous, Probst (1972) s'est intéressée au genre *Leucanthemum* (Composées). Dans ce dernier travail, l'auteur montre que la teneur en ADN des taxons diploïdes, tétraploïdes et octoploïdes s'établit selon le rapport 1 ; 1,98 ; 2,5 et non selon le rapport théorique de 1 ; 2 ; 4 ; selon lui, « l'écart par rapport à la valeur théorique est expliqué par l'origine hybride des plantes octoploïdes, ce qui confirme les résultats obtenus par des hybridations et des observations cytologiques antérieures ».

Les résultats que nous avons obtenus chez *B. ranunculoides* L. s'établissent comme suit (fig. 1) :

race diploïde [1] 2 n = 14 Q ADN = 200,42 ± 12,05
race tétraploïde [2] 2 n = 28 Q ADN = 354 ± 13,13 ; rapport à 1 : 1,77
race hexaploïde [3] 2 n = 42 Q ADN = 550,50 ± 19,09 ; rapport à 1 : 2,25

Ces valeurs permettent de constater que si la polyploïdie s'accompagne toujours d'une augmentation des quantités totales d'ADN, cette augmentation n'est pas proportionnelle à celle des nombres chromosomiques, et cela dès le niveau tétraploïde, ce qui est

1. Population n° 4003 : pelouse à *Festuca duriuscula* L. à proximité de Chapelle de Belloc (Dorres : Pyrénées Orientales) 1 600 m.
2. Population n° 4009 : pelouse à *Festuca paniculata* L. au port de Pailhères (Pyrénées ariégeoises) 2 200 m.
3. Population n° 4071 : rocailles calcaires au Creux du Van (Jura suisse).

semblable aux résultats de Guervin, Le Coq et Laroche (1975) chez le genre *Callisia* (Commelinacées). Rappelons que plusieurs auteurs avaient admis jusque là que les quantités totales d'ADN croissaient de façon directement proportionnelle au degré de polyploïdie, exception faite pour les genres *Morus* (Moracées) et *Triticum* (Graminées) (Ali-Zade et Achundova, 1970, et Nishililkawa et Furula, 1969) chez lesquels « la proportionnalité » n'était plus respectée au-delà de l'hexaploïdie.

Il faut donc admettre que tout processus de polyploïdisation entraîne une perte relative de la quantité de chromatine. Il pourrait s'agir en fait, comme le supposent Sparrow *et al.* (1972), de la perte d'ADN non fonctionnel, c'est-à-dire de celui qui n'est pas utilisé dans la codification du génotype.

Dans le cas de *B. ranunculoides* L., la valeur de cette perte lors du passage du diploïde au tétraploïde est 12,5 % lorsqu'elle est exprimée en quantité globale d'ADN (Q ADN), ou en quantité d'ADN par chromosome $\frac{(Q\ ADN)}{2\ n}$ et de 12 % lorsqu'elle est exprimée en quantité d'ADN $\frac{(Q\ ADN)}{V}$; selon le mode d'expression cette perte est donc comprise entre 12 % et 12 5 %. Or Probst (*loc. cit.*) trouve dans un cas comparable une perte de 37 % que l'auteur explique, sur la base d'autres données, par une allopolyploïdie. On peut donc

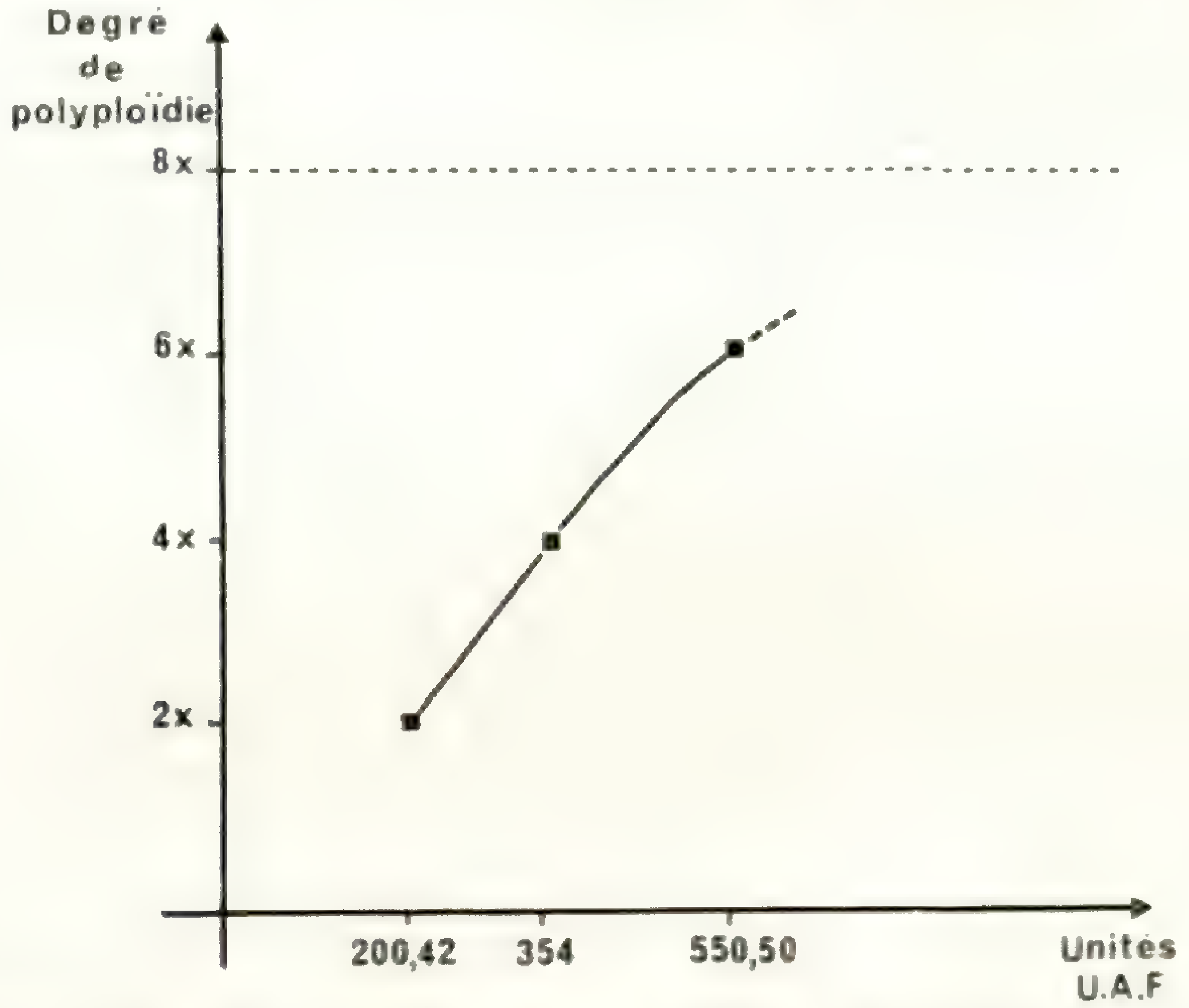


Fig. 2. — Courbe de distribution des quantités d'ADN chez les trois races chromosomiques de *Bupleurum ranunculoides* L.

être conduit à penser que, si tel était notre cas, les valeurs de la perte en ADN seraient nettement supérieures à 12 %. C'est la raison pour laquelle nous pensons que les résultats obtenus par nous peuvent être considérés comme étant plutôt le reflet d'un phénomène d'autopolyploïdie et cela d'autant plus qu'un argument supplémentaire peut être trouvé dans les valeurs respectives des volumes chromosomiques qui sont identiques chez le diploïde et chez le tétraploïde ($V/2\ n = 0{,}5\ \mu m^3$).

Par ailleurs, et en ce qui concerne le taxon hexaploïde la quantité d'ADN nucléaire totale mise en évidence correspond très exactement à celles du diploïde et du tétraploïde réunies ; il n'est donc pas exclu de penser qu'il s'agit là d'un amphidiploïde. Le fait qu'il n'y ait pas encore eu de perte d'ADN traduirait, semble-t-il, son origine récente, hypothèse que seule la multiplicité d'observations de cette nature permettrait d'infirmer ou de confirmer.

Les données ainsi établies sont en accord avec les conclusions déjà citées sur la base de résultats biométriques (Cauwet-Marc, 1976). Il convient cependant d'être très prudent, étant donné le doute que laisse planer la formation des taxons étudiés selon leur origine géographique. En effet, nous avons travaillé ici, d'une part, sur un diploïde et un tétraploïde pyrénéens et d'autre part, sur un hexaploïde jurassien ; or, d'autres considérations laissent supposer, pour les taxons rattachés au *B. ranunculoides* L., deux évolutions différentes selon qu'elles ont eu lieu dans les Alpes ou dans les Pyrénées (Kupfer, 1974). Ceci pourrait entacher quelque peu les conclusions auxquelles l'étude des quantités d'ADN nous conduisent.

Nous pouvons cependant, à partir des quantités d'ADN correspondant au diploïde, au tétraploïde et à l'hexaploïde, construire une courbe mettant en évidence la relation : Q ADN — degré de polyploïdie (fig. 2). Bien que celle-ci ne soit construite qu'à partir de trois points, il est évident que son extrapolation voit sa progression diminuer au-delà de l'hexaploïdie. S'il était possible d'obtenir l'intersection de cette courbe avec l'axe des octoploïdes, ce point aurait pour abscisse une valeur en ADN telle, qu'il est improbable qu'elle puisse exister ; l'octoploïdie chez *B. ranunculoides* L. apparaît dès lors comme peu vraisemblable.

Si une telle hypothèse, que nous annonçons cependant avec beaucoup de prudence (car il conviendrait de la vérifier sur de nombreux exemples), devait s'avérer généralisable, elle pourrait permettre d'expliquer pourquoi les taxons du sous-genre *Tenoria* (Spreng.) Cauwet n'ont jamais dépassé le stade tétraploïde (qui est leur stade de polyploïdie maximum), pourquoi certains ne se sont jamais polyploïdisés et prévoir le degré de polyploïdisation maximum possible que pourra atteindre un taxon donné.

III. Relations entre la quantité d'ADN, le type biologique et le nombre de base des espèces

L'utilisation de la quantité globale d'ADN nucléaire comme critère d'évolution à l'intérieur d'un groupe de taxons doit tenir compte des deux remarques suivantes : S'il est généralement admis que la quantité d'ADN augmente depuis les organismes inférieurs jusqu'à un certain point qui se situe approximativement au niveau des Cryptogames vasculaires, pour décroître ensuite, il est permis d'imaginer, sur cette courbe évolutive, des ramifications qui pourraient prendre naissance au niveau du genre, constituant ainsi des microphyllums qui posséderaient leur évolution propre. Si certains travaux montrent que, « dans un genre, les espèces à nombres chromosomiques égaux peuvent posséder des quantités d'ADN différentes » (Guervin *et al.*, 1975), d'autres indiquent, par contre, « qu'à nombres chromosomiques égaux, les espèces d'un même genre présentent des quantités d'ADN semblables » (El Lakany, 1972 et Bullen et Rees, 1972).

Afin de connaître le comportement de l'ADN à l'intérieur du genre *Bupleurum* L. et pour tenir compte de ces deux points de vue, nous avons choisi plusieurs espèces en prenant soin de considérer à la fois des nombres de base et des types biologiques soit identiques, soit différents.

Quatre espèces ont été choisies : *B. ranunculoides* L. (2 n = 14), *B. multinerve* DC. (2 n = 14), *B. rigidum* L. subsp. *rigidum* L. (2 n = 16) et *B. junceum* L. (2 n = 16). Un simple examen permet de caractériser rapidement cet ensemble : toutes les espèces choisies sont diploïdes ; les 2 premières ont pour nombre de base 7 ; parmi les espèces ayant un nombre de base égal à 8, l'une est vivace (*B. rigidum* L.), l'autre est annuelle [1] (*B. junceum*).

Tableau I. — Résultats des dosages d'ADN.

Espèce	2 n	L	D	V	Q ADN	$\frac{V}{2\,n}$	$\frac{Q\,ADN}{2\,n}$	$\frac{Q\,ADN}{V}$
B. junceum L.	16	75	0,5	15	173,67 ± 9,52 174	0,9	11	12
B. rigidum L.	16	56	0,5	11	263 ± 15,13 263	0,7	16	24
B. multinerve DC.	14	35	0,5	7	212,5 ± 6,90 213	0,5	15	30
B. ranunculoides L.	14	37	0,5	7	200,42 ± 12,05 200	0,5	14	29
	28	70	0,5	14	354 ± 13,13	0,5	14	25
	42				550,5 ± 19,09		13	

$V = L \times (\frac{1}{2} D)^2 \times \pi$; L = longueur moyenne totale de l'ensemble des chromosomes d'un noyau (moyenne obtenue sur 10 noyaux) ; D = diamètre moyen d'un chromosome (moyenne obtenue sur l'ensemble des chromosomes de 10 noyaux).

Les résultats obtenus, donnés dans le tableau I, nous permettent de proposer, pour le genre *Bupleurum* L., les conclusions suivantes :

1. Pour un même degré de ploïdie et un même nombre de base (fig. 3) la quantité totale d'ADN nucléaire ne varie pas de manière « significative » lorsque les deux espèces appartiennent au même type biologique. *B. multinerve* DC. et *B. ranunculoides* L., deux espèces vivaces à x = 7, ont respectivement pour quantité d'ADN total 212 UAF et 200 UAF. L'indice de t est de 1,7 [2].

1. *B. aira* Snog. et *B. gracile* d'Urv sont, à notre connaissance, les seules espèces annuelles ayant pour nombre de base 7 (Snogerup, 1962). L'absence de graines ne nous a pas permis de les comparer à des espèces vivaces ayant le même nombre.

2. Selon les tables de Fischer l'indice de t (tc) est « significatif » au-dessus de 1,96 (risque 5 %), « hautement significatif » au-dessus de 2,57 (risque 1 %).

2. Pour un même degré de ploïdie et un même nombre de base (fig. 4) la quantité totale d'ADN varie de manière hautement « significative » selon que l'on a affaire à une espèce annuelle ou à une espèce vivace. *B. rigidum* L. espèce vivace (x = 8) Q ADN : 263 UAF ; *B. junceum* L. espèce annuelle (x = 8) Q ADN : 174 UAF. Indice de t = 9,9.

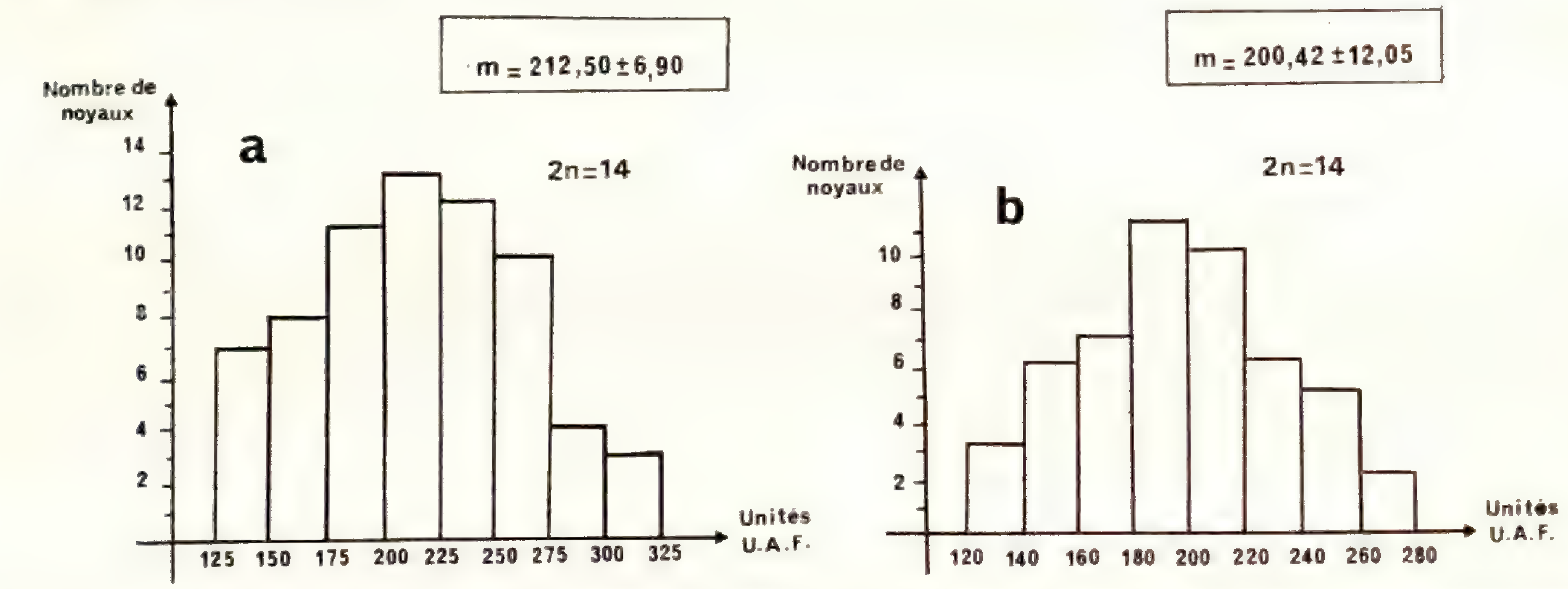


FIG. 3. — Distribution des quantités d'ADN : a, *Bupleurum multinerve* DC. ; b, *Bupleurum ranunculoides* L

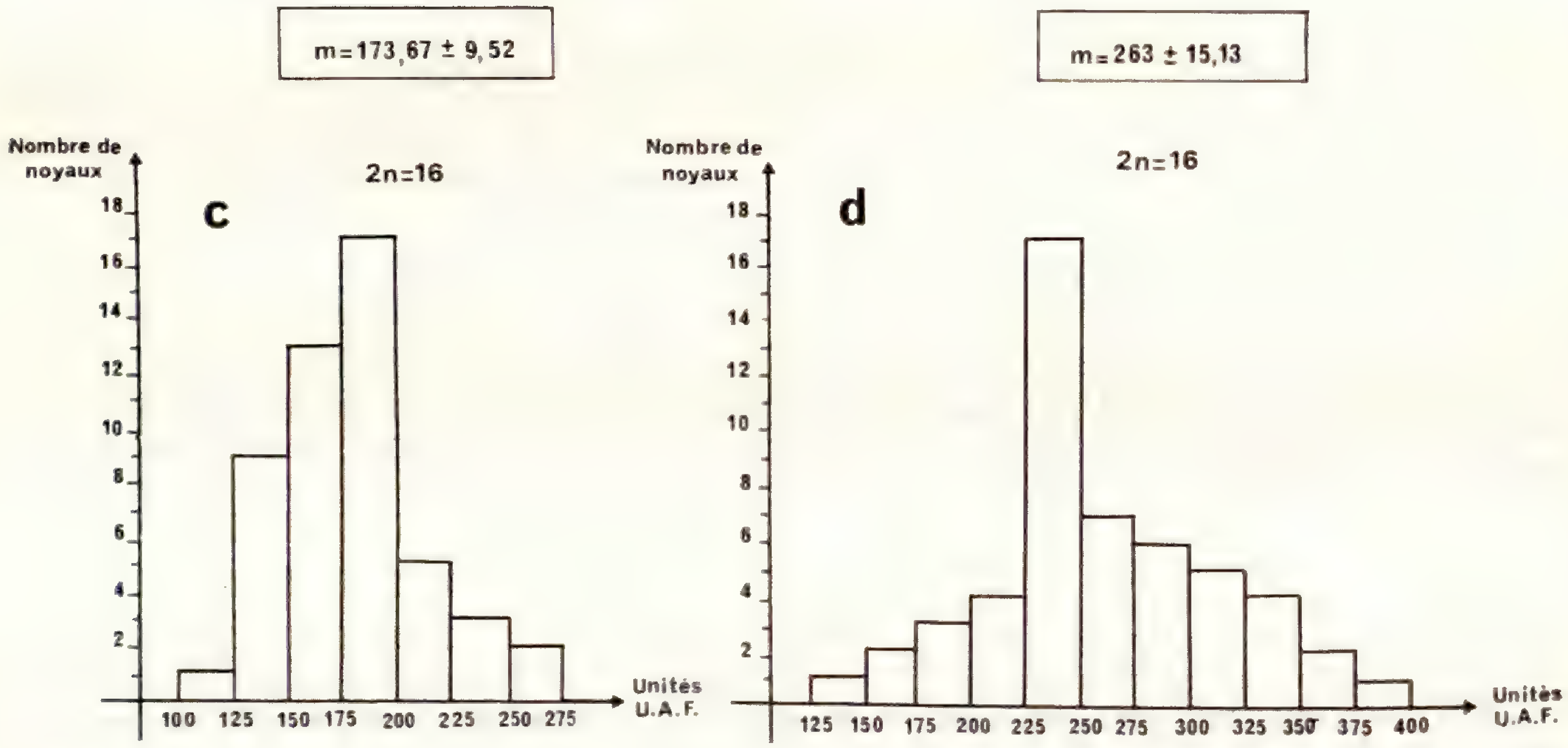


FIG. 4. — Distribution des quantités d'ADN : c, *Bupleurum junceum* L. ; d, *Bupleurum rigidum* L. subsp. *rigidum*.

La règle selon laquelle à partir d'un certain niveau d'évolution le taux d'ADN varie en fonction inverse de celui-ci se trouve ici confirmée : des quatre espèces étudiées, la seule espèce annuelle a le taux global d'ADN nucléaire le plus bas ; ce résultat, qui s'appuie sur le principe voulant que, dans un genre donné, les espèces annuelles sont plus évoluées

que les espèces vivaces desquelles elles dérivent, est confirmé par ailleurs par les cotes évolutives se rapportant à chacun de ces taxons (*cf.* Roux et *al.*, 1978).

3. La quantité d'ADN nucléaire total varie de façon « significative » avec les nombres de base 7 et 8 pour les espèces appartenant au même type biologique : végétaux vivaces (fig. 3 et 4 d).

Entre les trois espèces, *B. rigidum* L. (x = 8, Q ADN = 263 UAF), *B. ranunculoides* L. (x = 7, Q ADN = 200 UAF) et *B. multinerve* DC. (x = 7, Q ADN = 213 UAF), l'indice de t est respectivement de 6,5 et 6 entre la première et les deux autres, alors qu'il n'est que de 1,7 entre les deux dernières. Ce résultat montre bien que l'écart entre *B. rigidum* L. et le groupe *B. multinerve* DC. et *B. ranunculoides* L. est significatif.

Conclusions

Les conclusions tirées de l'étude cytophotométrique d'un très petit nombre d'espèces, sans être généralisables à l'ensemble du genre, permettent toutefois de dégager les enseignements suivants :

1. Des quatre espèces considérées, *B. rigidum* L., la plus riche en ADN, serait la plus primitive puisque, d'après Guervin *et al.* (1975), la réduction suivrait le sens de l'évolution. On peut se demander comment une perte de support de l'information peut correspondre à une évolution non régressive. Bennett (1972) propose l'explication suivante : l'ADN total, donc celui qui est dosé, résulterait de l'association d'une partie informationnelle qui correspond au génotype et d'une autre partie correspondant au « nucléotype » ; celle-ci, sans avoir de rôle primordial s'exprimant au niveau phénotypique, serait cependant à même d'affecter les chromosomes. La perte de cette partie de l'ADN, non indispensable à la transmission de l'information, peut donc effectivement être interprétée comme un critère d'évolution.

2. Par ailleurs, *B. rigidum* L., bien qu'à x = 8, serait à rapprocher plutôt de *B. multinerve* DC. et *B. ranunculoides* L. à x = 7 que de *B. junceum* L. à x = 8 et ceci en raison de leurs quantités d'ADN nucléaire voisines. Ainsi la quantité d'ADN ne semble pas liée au nombre de base mais plutôt au type biologique (vivace pour les trois premières espèces, annuel pour la dernière), donc au niveau d'évolution. Cette conclusion implique qu'il n'existe pas de relation entre le changement du nombre de base et la quantité d'ADN ; ces deux notions, supposées *a priori* étroitement liées, évoluent donc séparément.

3. *B. ranunculoides* L. et *B. multinerve* DC., dont les quantités totales d'ADN nucléaire peuvent être considérées comme identiques, semblent pouvoir dériver d'une même espèce souche (pour laquelle la quantité d'ADN aurait été de l'ordre de 200 UAF) dont l'aire initiale, beaucoup plus vaste que l'aire actuelle de ces deux taxons, se serait secondairement fragmentée.

4. Si l'on admet que, dans un phylum donné, la densité d'ADN la plus élevée est liée aux taxons les plus primitifs, nos résultats tendraient à montrer que, malgré leur proximité apparente, *B. multinerve* DC. serait plus primitif que *B. ranunculoides* L. ce qui est en accord avec la chorologie de ces deux taxons (Cauwet-Marc, 1976).

Les conclusions auxquelles l'étude cytophotométrique de l'ADN nucléaire nous permet d'aboutir, dans les deux domaines que nous nous étions fixés, confortent les hypothèses que nous avions énoncées par ailleurs et apportent d'importants renseignements sur les positions respectives des différents taxons étudiés. Ces résultats plaident donc en faveur de l'utilisation de cette méthode dans une étude phylogénique.

Sans doute peut-on regretter le nombre peu élevé des problèmes abordés ainsi que celui des taxons étudiés. Nous dirons à notre décharge que, pour compenser cela, nous avions soigneusement sélectionnés les uns et les autres et que le but de ce travail était précisément la première approche, dans le genre *Bupleurum* L., d'une technique permettant d'aborder sous un jour nouveau des problèmes biologiques excessivement complexes.

Remerciements

M. le Pr J. L. Hamel a eu l'extrême obligeance de mettre à notre entière disposition le microcytophotomètre du laboratoire de Biologie végétale (Muséum national d'Histoire naturelle de Paris). MM. Cl. Guervin et Cl. Le Coq, toujours disponibles lorsque cela fut nécessaire, aussi bien lors de la réalisation des différentes manipulations que lors de l'interprétation des données au cours de laquelle ils nous firent profiter de leur grande expérience, ont suivi ce travail avec beaucoup de bienveillance. Sans eux celui-ci n'aurait jamais vu le jour ; qu'ils veuillent bien trouver ici l'expression de nos plus chaleureux remerciements.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Ali Zade, M. A., et E. M. Achundova, 1970. — The variations of the DNA content in the cell and chromosome of polyploid forms of mulberry (*Morus* L.). *Caryologia*, **23** : 317-320.

Amato, F. d', et S. Avanzi, 1965. — DNA content, DNA synthesis and mitosis in the root apical cell of *Marsilea strigosa*. *Caryologia*, **18** : 383-394.

Bennett, M. D., 1972. — Nuclear DNA content and minimum generation time in herbaceous plants. *Proc. R. Soc.*, sér. B, 181 : 109-135.

Bullen, M. R., et H. Rees, 1972. — Nuclear variation within *Avenae*. *Chromosoma*, **39** : 93-100.

Cauwet-Marc, A. M., 1976. — Biosystématique des espèces vivaces de *Bupleurum* L. (*Umbelliferae*) du Bassin méditerranéen occidental. Thèse de Doctorat. Perpignan, 848 p., 12 tabl., 40 pl., 24 cartes, 610 réf.

El Lakany, 1972. — Quantitative variation in DNA as related to ploidy level and species in some wild roses. *Can. J. Genet. Cytol.*, **14** : 347-351.

Garcia, A. M., et R. Ioro, 1966. — Potential source of error twowavelength cytophotometry. *In* : G. L. Wied, Introduction to quantitative cytochemistry. Academic Press, New York : 215-237.

Guervin, C., C. Le Coq et J. Laroche, 1975. — Étude de la garniture chromosomique et des quantités d'ADN nucléaire ; application à l'évolution du genre *Callisia* (Commelinacées). *Caryologia*, **28** (1) : 45-56.

Halka, O., 1964. — A photometric study of the Luzula problem. *Hereditas*, **5** : 81-88.

Kupfer, P., 1974. — Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. *Boissiera*, **23** : 1-322.

Le Coq, C., 1972. — La mégasporogénèse chez l'*Iris pseudacorus* L. II. Étude cytologique quantitative. *Revue Cytol. Biol. vég.*, **35** : 303-330.

Mello-Sampayo, T., 1961. — Differential polyteny and karyotype evolution in *Luzula* : A critical interpretation of morphological and cytophotometric data. *Genet. iber.*, **13** : 1-22.

Mendelsohn, M. L., 1966. — Absorption cytophotometry : comparative methodology for heterogeneous objects and the twowavelength method. *In* : G. L. Wied, Introduction to quantitative cytochemistry : Academic Press, New York : 201-214.

Nishilhawa, K., et Y. Furuia, 1969. — DNA contents per nucleus in relation to phylogeny of wheat and its relative. *Japan J. Gen.*, **44** : 23-29.

Ornstein, L., 1952. — The distributional error in microspectrophotometry. *Lab. Invest.*, **1** : 250-265.

Patau, K., 1952. — Absorption microphotometry of irregular shaped objects. *Chromosoma*, **5** : 341-362.

Probst, F., 1972. — Contribution à l'étude taxonomique du genre *Leucanthemum* par voie cytophotométrique. *Chromosoma*, **36** : 322-328.

Rothfels, D., E. Sexsmitj, M. Heimburger et M. O. Krause, 1966. — Chromosome size and DNA content of species of *Anemone* L. and related genus (*Ranunculaceae*). *Chromosoma*, **20** : 5-474.

Rothfels, D., et M. Heimburger, 1968. — Chromosome size and DNA values in Sundews (*Droseraceae*). *Chromosoma*, **25** : 96-103.

Roux, M., J. Carbonnier et A. M. Cauwet-Marc, 1978. — Un programme d'analyse cladistique. Exemple du genre *Bupleurum* L. Actes du 2e Symposium International sur les Ombellifères (Perpignan). A. M. Cauwet-Marc et J. Carbonnier édit : 575-592.

Snogerup, S., 1962. — Studies in the Aegean Flora IV. *Bupleurum flavum* Forsk. and related species. *Bot. Notiser*, **115** (4) : 357-375.

Sparrow, A. H., H. J. Price, et A. G. Underbrink 1972. — A survey of DNA content per cell and per chromosome of prokariotic and eukariotic organisms : some evolutionary considerations. *Brookhaven symp. Biol.*, **23**, « Evolution of genetic systems » : 451-494.

Manuscrit déposé le 8 décembre 1978.

Bull. Mus. natn. Hist., nat. Paris, 4e sér., **1**, 1979,
section B, n° 1 : 65-67.

Constituants de *Tachiadenus longiflorus*

par Suzanne Heitz, Marguerite Durgeat et Denise Billet *

Key words : *Tachiadenus longiflorus*, Gentianaceae stem ; leaves ; oleanolic acid ; diosmin ; diosmetin ; scopoletin ; scoparone.

Plante : *Tachiadenus longiflorus* Griseb, Gentianaceae, tribu des Gentianeae, sous-tribu des Tachiinae (*Boiteau 2001, Herb. Muséum, Paris*). — Nom malgache : Tapabatana, en dialecte Merina.

Source : ferme séricicole de l'INRA à Mahaba.

Usages : tonique et purgatif, toxique à forte dose (**1**).

Espèce voisine : *Tachiadenus carinatus* Griseb.

Plante non étudiée.

La plante sèche (tiges et feuilles) broyée (3,8 kg) après avoir été dégraissée à l'éther de pétrole est soumise à une hydrolyse autofermentaire (8 j à 37°C). Les extractions successives par Et_2O et MeOH nous ont donné les résultats suivants.

Extrait éthéré

Après lavage à l'eau, 50 g du résidu sec sont chromatographiés sur colonne de Si-gel éluée par $CHCl_3$ en présence de quantités croissantes de MeOH. Les fractions $CHCl_3$/2 % MeOH et $CHCl_3$/8 % MeOH sont chacune rechromatographiées sur Si-gel avec pour éluant un mélange hexane/acétate d'éthyle.

Nous avons ainsi séparé, puis identifié :

— l'acide oléanolique [1] (6,6 g), F : 302-4°C ;

ester méthylique, F : 200-3°C ; $[\alpha]\frac{24°}{D} = + 72°25$ ($CHCl_3$),

— la scoparone [1], F : 145-6°C (**2**).

— la scopolétine [1], F : 196-7°C (**3**),

— la diosmétine [1] (0,600 g), F : 255-8°C ; diméthyldiosmétine, F : 168-170°C ; diacétyldiosmétine [1], F : 197-8°C (**4**).

Extrait méthanolique

Les microcristaux, très peu solubles dans les solvants, obtenus directement sont débarrassés de leurs impuretés colorées par lavage à l'éther. Ils sont constitués par de la dios-

* *Laboratoire de Chimie appliquée aux Corps organisés, Muséum national d'Histoire naturelle, 63, rue Buffon, 75005 Paris (France).*

mine [1], F : 300°C (dérivés triméthylsilylé et acétylé (**5**)). L'hydrolyse acide par H_2SO_4 concentré de la diosmine dans l'acide acétique à 50 % pendant 6 h à ébullition donne la diosmétine [1].

Tachiadenus longiflorus extrait dans les mêmes conditions, mais sans autofermentation, a permis de séparer, par chromatographie sur Si-gel, la scoparone, la scopolétine, l'acide oléanolique et la diosmine [1].

Il faut noter que même à la CCM il n'apparaît aucune trace de diosmétine. Cette flavone n'existe donc pas à l'état naturel, mais doit être le résultat d'une hydrolyse enzymatique de la diosmine. Cela laisse supposer qu'il existe dans la plante une rhamnoglucosidase capable d'hydrolyser le 7-O-rutinoside de la diosmétine ; ce qui n'avait jamais encore été signalé.

Remerciements

Nous remercions M. Boiteau pour l'envoi et l'identification du matériel végétal, M. le Pr. Reichstein, MM. Plouvier et Carbonnier pour les échantillons de référence, MM. Brouard et Davoust pour les spectres de masse et de RMN.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. R. Pernet, 1959. — *Mém. Inst. scient. Madagascar*, **9**B : 253.
2. F. E. King, J. R. Housley et T. J. King, 1954. — *J. chem. Soc.* : 1392.
3. R. Hansel et J.-T. Huang, 1977. — *Arch. Pharm.*, **310** : 38.
4. K. L. Dhar, C. K. Atal et A. Pelter, 1970. — *Planta med.*, **18** : 332.
5. H. Rösler, T. J. Mabry, M. F. Cranmer et J. Kagan, 1965. — *J. org. Chem.*, **30** : 4346.

Manuscrit déposé le 18 décembre 1978.

1. Les identifications ont été effectuées par comparaison avec des échantillons de référence (CCM, UV, IR, RMN et SM).

Achevé d'imprimer le 31 mars 1979.

IMPRIMERIE NATIONALE

9 564 002 1

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle* 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., 42 (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

ISSN 0181-0634

QH1
P2583

BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

BOTANICAL
OCT 29 1979
GARDEN LIBRARY

SECTION B

botanique
biologie et écologie végétales
phytochimie

4e SERIE T. 1 1979 N° 2

Paru le 30 juin 1979

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeurs : P^rs^ E.-R. Brygoo et M. Vachon.

Comité de rédaction : MM. et M^mes^ M.-L. Bauchot, E.-R. Brygoo, J. Dorst, P. Dupérier, C. Dupuis, J. Fabriès, J.-C. Fischer, N. Hallé, J.-L. Hamel, S. Jovet, R. Laffitte, Y. Laissus, C. Lévi, D. Molho, C. Monniot, M. Vachon.

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle.* Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (année 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (n^os^ 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, n^os^ 1 à 356 ; Sciences de la Terre, n^os^ 1 à 70 ; Botanique, n^os^ 1 à 35 ; Écologie générale, n^os^ 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, n^os^ 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales — B : Botanique, biologie et écologie végétales et phytochimie — C : Sciences de la Terre, géologie et paléontologie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60.

— pour les **abonnements** et **achats au numéro,** au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 587-19-17.

Abonnements pour l'année 1979

Abonnement général : 640 F.

Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 490 F.

Section B : Botanique, biologie et écologie végétales et phytochimie : 100 F.

Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 130 F.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **1**, 1979, section B (Botanique, Biologie et Écologie végétales, Phytochimie), no 2

SOMMAIRE

N. Hallé. — Essai de phyllotaxie dynamique interprétée comme primitive...... 71

M. Guédès. — Remarques sur le Mémoire de N. Hallé........................ 91

A. Couté et G. Tell. — Ultrastructure de la paroi de quatre espèces de *Pediastrum* Meyen (Chlorococcales, Hydrodictyaceae).............................. 97

P. Tixier. — Bryophytes exotiques (IV). Les Mousses et les limites du domaine des océans Indien et Pacifique.................................... 107

F. Ramiandrasoa-luong, P. Jössang, J. Carbonnier et D. Molho. — Réduction de la transpiration de la feuille d'orge sous l'effet d'un tranquilisant : le largactil 127

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4^e sér., **1**, 1979,
section B, n° 2 : 71-95.

Essai de phyllotaxie dynamique interprétée comme primitive

par Nicolas Hallé *

(Suivi de : « *Remarques sur le Mémoire de N. Hallé* », par M. Guédès *, p. 91-94.)

Résumé. — L'étude des trames phyllotaxiques denses permet de reconnaître des caractères dynamiques faisant appel à de faibles variations de l'angle de divergence ; ces caractères sont reconnus comme primitifs. Des modèles articulés fournissent une nouvelle méthode géométrique d'appréciation de l'angle idéal de divergence et permettent de comprendre le mécanisme juvénile ou primitif de passage d'une disposition phyllotaxique à une autre. Cette méthode complète l'appareil de démonstration de C. de Candolle qui présente les caractères d'une phyllotaxie évoluée sans possibilités de torsions corrélatives aux allongements et aux accroissements en diamètre, mais aussi sans liens satisfaisants avec les données ontogéniques. Des remarques subséquentes de M. Guédès concilient les idées neuves de l'auteur avec les vues classiques.

Abstract. — Study of dense phyllotactic lattices shows dynamic characters associated with slight variations of the angle of divergence ; those characters are taken to be primitive. Articulated models are helpful to devise a new method of approximation of the golden section or limit angle of divergence and to understand a primitive transitional mechanism between phyllotactic patterns. This method completes C. de Candolle's demonstration apparatus showing an advanced or steady phyllotaxy with no torsions correlated with stem lengthening and widening, and also with no satisfying links with ontogenic data. Subsequent remarks by M. Guédès reconcile author's new ideas with classical views.

Notre propos est d'aborder la phyllotaxie d'une façon assez inhabituelle. Délaissant les développements mathématiques et algébriques chers aux frères Bravais (1837, 1839) ou à Leigh (1972), nos observations sont fondées sur une méthode empirique et font apercevoir des aspects nouveaux plus faciles à mettre en évidence sur des trames denses que sur des rameaux grêles ; les trames denses nous serviront donc de point de départ, à l'encontre de la plupart des manuels de Botanique qui initient à la phyllotaxie à partir de rameaux grêles à feuilles espacées comme ceux des Hêtre, Chêne, Prunier, Pêcher, Amandier, Bouleau, etc., (voir Lindley, 1835 ; Richard, 1852 ; Van Tieghem, 1884 ; Chodat, 1911 ; Costantin *in* Van Tieghem, 1918, et une foule d'autres auteurs) ; moins nombreux sont ceux qui partent de la pomme de Pin (Emberger, 1961). Or nous estimons que les cas d'apparente simplicité sont les plus difficiles à interpréter. Au contraire quand les feuilles sont à la fois nombreuses et serrées, formant une trame phyllotaxique dense, tout nous induit à penser que l'arrangement des feuilles présente des ressemblances avec celui de leur propre stade ontogénique. Des travaux comme ceux de Corner (1949) ou de F. Hallé et Oldeman (1970), incitent aussi à considérer de telles trames comme primitives. Lors de l'apparition, au cœur du bourgeon, des primordiums foliaires, ceux-ci ont des dispositions presque tou-

* *Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue de Buffon 75005 Paris.*

jours jointives dont les phénomènes de croissance ont pour effet de modifier, occasionnellement de perturber, l'arrangement. Notre point de vue est donc, de prime abord, que les arrangements phyllotaxiques les plus denses sont aussi les plus compréhensibles.

Dans un précédent travail nous avons montré que l'analyse fine de l'apex du cône de Pin maritime par la méthode des aires parastiques continues (N. Hallé, 1979*a* et *b*) enrichit la théorie de la spirale génératrice de Braun (1831, 1835) en montrant certains aspects du passage d'un type phyllotaxique à un autre. Sans faire appel ici à une telle méthode topologique, mais à des mesures angulaires et à des essais sur modèles expérimentaux articulés, tout en laissant les analyses de bourgeons terminaux à leurs spécialistes, nous proposons une nouvelle approche dynamique du problème.

I. Caractères des trames phyllotaxiques denses

1. **Définitions**

A cause de l'emploi particulier de divers termes pratiques, il convient de présenter à notre façon quelques définitions préliminaires.

Une *trame* est la surface d'un axe ou tige semée d'insertions foliaires. On l'étudie déroulée en plan (fig. 1) ou, éventuellement, en éléments de plans obtenus par découpage afin de respecter les angles des mailles. Les projections et les diagrammes sont trompeurs lorsqu'ils ne respectent pas les angles des mailles.

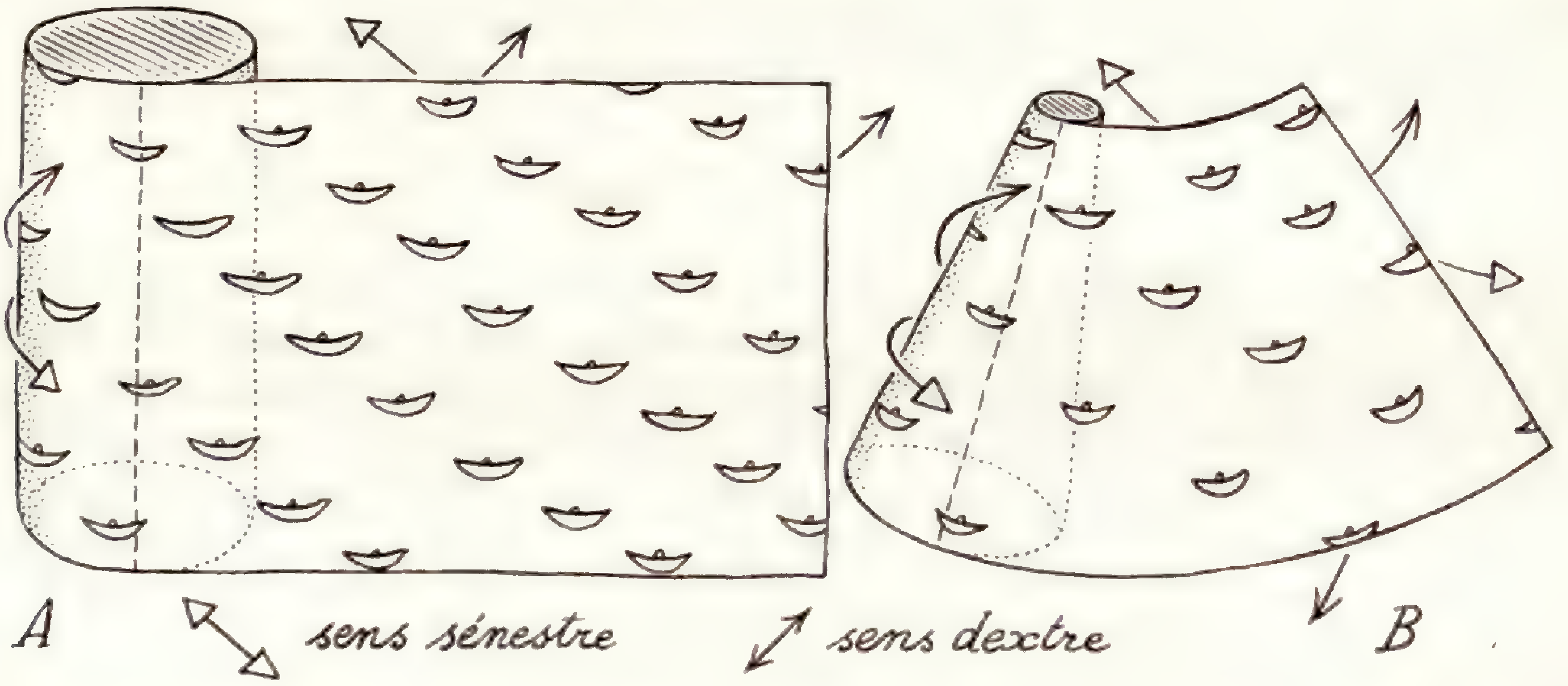


Fig. 1. — Trames phyllotaxiques présentées en plan et schématiquement : A, à partir d'une tige cylindrique ; B, à partir d'une tige conique.

Une *parastique* est une ligne qui souligne un arbitraire alignement oblique d'insertions foliaires schématisées par des points (au niveau des nœuds au sens d'Arnal, 1962). Les parastiques sont appelées aussi spirales secondaires car chacune n'intéresse qu'une fraction des insertions foliaires. La même trame permet toujours de tracer des parastiques dextres (en vue externe, du bas à gauche, vers le haut à droite, voir A. de Candolle, 1880 : 201) et des parastiques sénestres (du bas à droite, vers le haut à gauche).

La *spirale génératrice* dite aussi primaire ou fondamentale s'aligne sur la totalité des insertions en une spirale parfois très serrée. Dans chaque cas elle peut être considérée comme dextre ou comme sénestre, l'une des possibilités étant un tracé par le plus court chemin, l'autre par un chemin plus long en sens inverse. Nous donnons la préférence à la voie courte, comme il est d'usage.

Orthostiques : Entre les plus redressées des parastiques dextres et les plus redressées des parastiques sénestres, on peut parfois trouver un alignement d'insertions foliaires rigoureusement longitudinal ou vertical, parallèle à l'axe des tiges cylindriques ou ligne de plus grande pente des tiges coniques, il s'agit d'une orthostique. Faute de pouvoir certifier la rigueur des alignements qui les définissent, les orthostiques sont parfois de faibles approximations d'un intérêt douteux (fig. 2C).

Un *verticille* est un alignement transversal ou horizontal passant, en cercle fermé, par deux ou plus de deux insertions : on peut préciser verticille dimère, trimère, etc. Les verticilles se situent dans des plans perpendiculaires aux orthostiques. Les arrangements phyllotaxiques comportant des verticilles ne seront pas étudiés dans cet essai (fig. 2C).

Un *système de parastiques* se compose d'un ensemble régulier, faisant le tour d'une tige

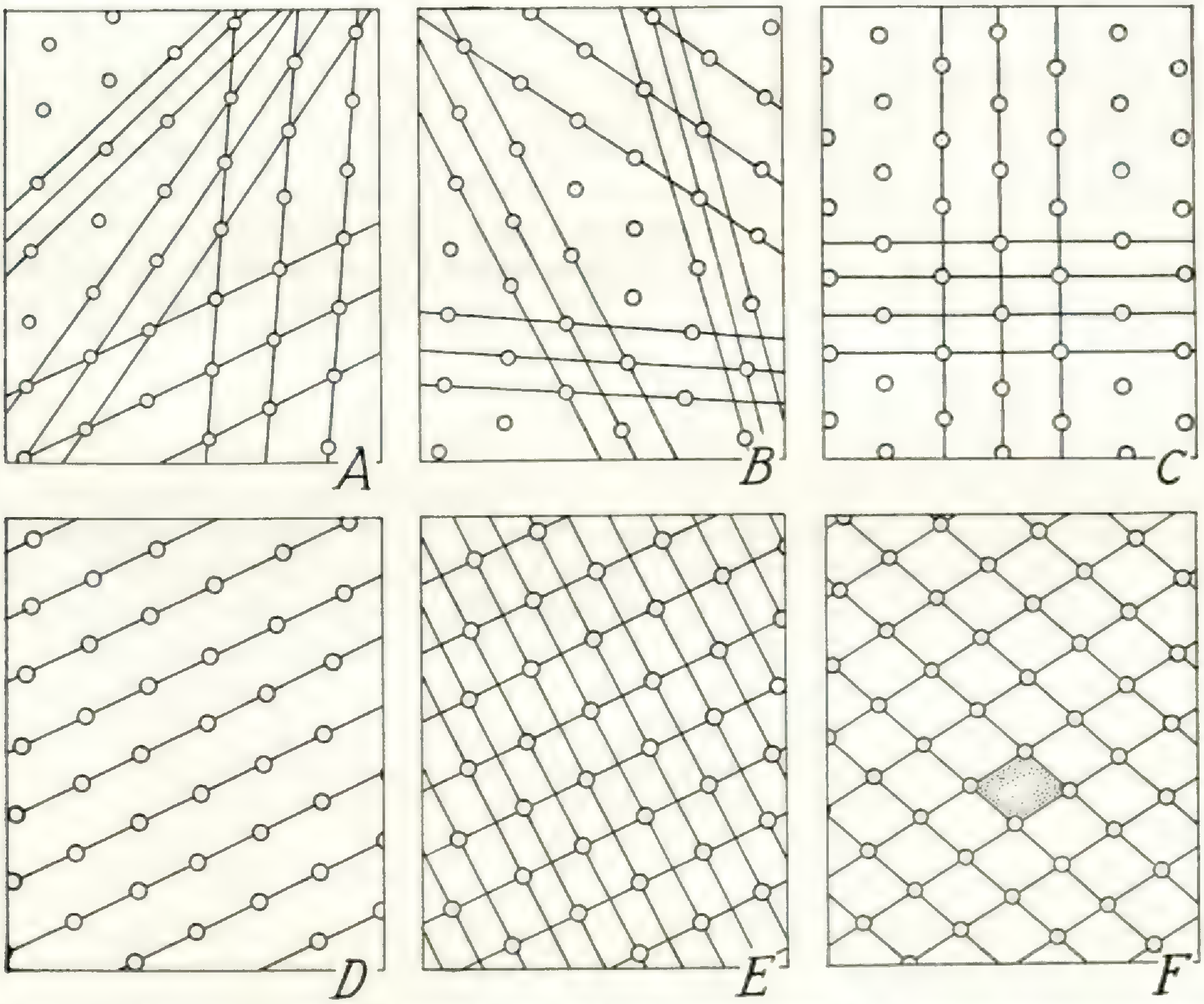


Fig. 2. — Schémas phyllotaxiques (les ronds situent les insertions foliaires) : A, quelques parastiques dextres ; B, quelques parastiques sénestres ; C, orthostiques (verticales) et verticilles (horizontaux) ; D, système de parastiques ; E, fausse grille ; F, grille normale avec maille normale.

et joignant toutes les feuilles, de parastiques « parallèles » de même sens et de même ordre (fig. 2D). L'expression s'emploie classiquement dans le sens que nous préférons réserver au terme de grille (voir ci-après).

L'*ordre d'une parastique* correspond au nombre total des parastiques du système auquel elle appartient à un niveau donné.

Une *fausse grille* est la figure obtenue par superposition de deux systèmes de parastiques où certains croisements ne correspondent pas à des insertions foliaires (fig. 2E).

Une *grille* est une trame sur laquelle sont tracés deux systèmes de parastiques qui ne se coupent que sur des insertions foliaires, et sur la totalité d'entre elles, entre deux niveaux donnés (fig. 2F).

Une *maille* est l'élément graphique simple d'une grille ; les mailles sont des quadrilatères aux diagonales égales (rectangles, carrés) ou inégales (parallélogrammes, losanges) ; aux côtés égaux (carrés, losanges), égaux par paires (rectangles, parallélogrammes) ou inégaux en dehors des zones homogènes privilégiées les plus favorables à l'étude. Les ensembles homogènes de mailles forment des grilles de différents types, parmi lesquelles les grilles anormales sont à distinguer en premier pour mieux les éviter.

2. Grilles anormales

Elles diffèrent des grilles normales décrites ci-dessous en ce que leurs mailles ne sont pas les plus courtes (mesurer la plus grande diagonale) parmi toutes celles que l'on peut tracer (exemples fig. 3A : b, d et f). Si les deux systèmes de parastiques sont de même sens, soit dextres soit sénestres, on a des grilles anormales obliques, dextres ou sénestres (ex. fig. 3A : c, e et g).

3. Grilles normales

Ce sont des grilles qui satisfont aux deux conditions suivantes : les mailles sont les plus courtes (mesurer la plus grande diagonale) que l'on puisse tracer ; l'un des systèmes de parastiques est dextre, l'autre est sénestre. A ces deux conditions, on constate que les angles de ces mailles normales sont compris entre 60° et 120°, et que leurs côtés s'écartent de l'horizontale, comme de la verticale suivant des angles supérieurs à 15°. Dans la figure 3A, *a* est une maille normale ; ses deux paires de côtés parallèles déterminent les systèmes de parastiques d'une grille normale. Les grilles normales ont parfois des mailles carrées (fig. 3B), plus rarement des mailles approximativement rectangulaires (fig. 3C).

4. Grilles de transition

Ce sont des grilles normales à mailles losangiques formées de deux demi-mailles qui sont des triangles équilatéraux, d'où le nom de mailles équilatérales. Dans ce cas des mailles semblables peuvent être tracées en remplaçant un des systèmes de parastiques par un autre disposé à 60° du premier. Les mailles obtenues sont homologues de celles du premier cas.

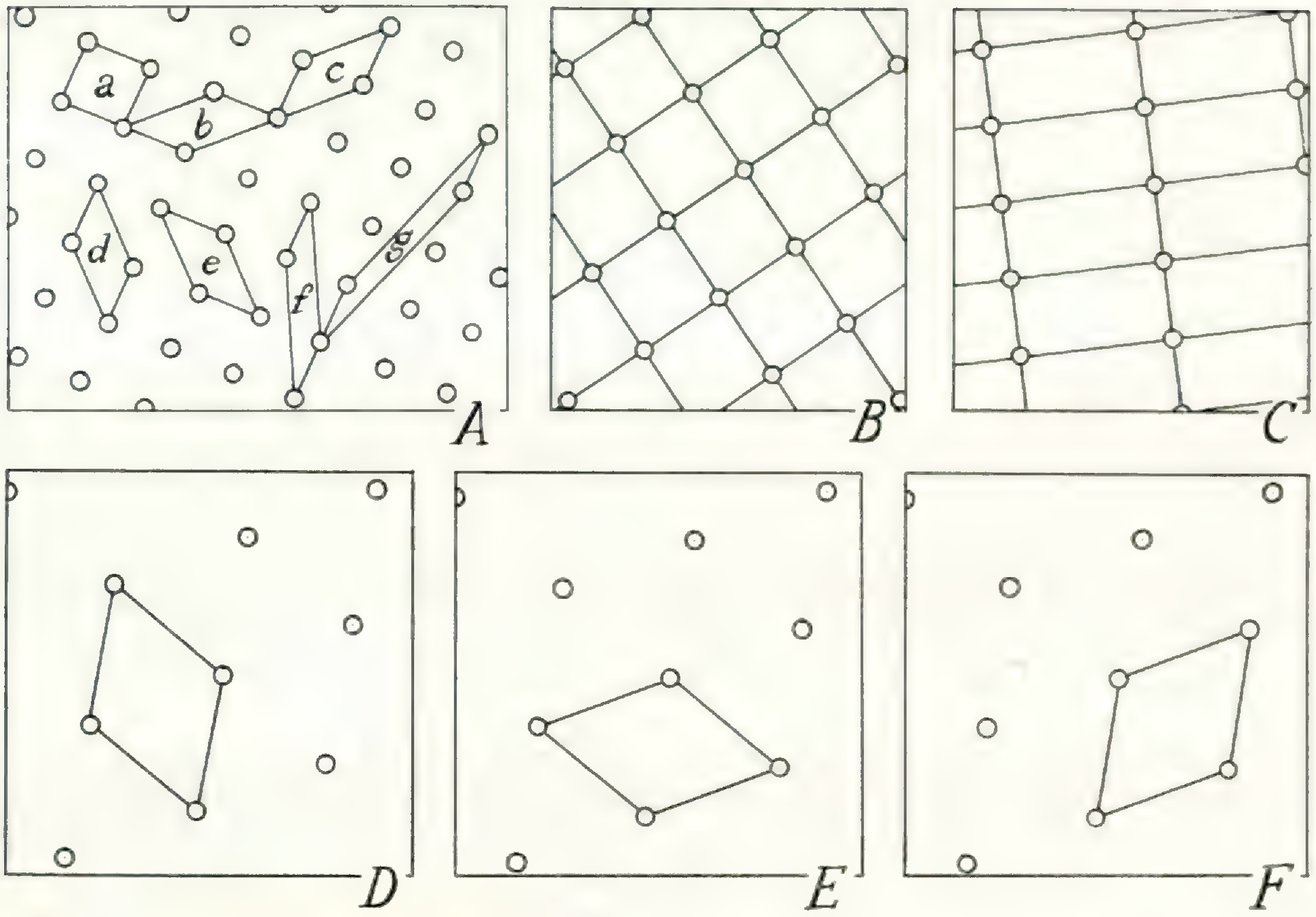


Fig. 3. — Schémas phyllotaxiques : A, exemples de mailles (a, maille normale ; b, d, f, mailles anormales ; c, g, mailles anormales dextres) ; B, mailles carrées ; C, mailles rectangulaires ; D, maille équilatérale dressée ; E, maille équilatérale couchée ; F, maille anormale dextre : D, E et F ont la même trame équilatérale de base.

Mais dans l'un des deux cas on a des losanges dits *couchés*, dans l'autre des losanges *dressés*, suivant que la plus grande diagonale forme un angle de moins de 45° ou de plus de 45° avec l'horizontale (fig. 3 D et E). Nous serons amené à montrer que cette alternative permet de comprendre le mécanisme de passage d'un modèle phyllotaxique à un autre.

Aux deux grilles de transition homologues on peut encore comparer un modèle anormal ayant ses deux systèmes de parastiques de même sens. La figure 3F s'obtient à partir de la même trame que 3D et 3E.

II. Les variables des trames phyllotaxiques

1. **Les ordres de parastiques**

Si l'on examine un grand nombre de grilles normales, carrées ou non, on constate que dans chaque cas, parmi les parastiques des deux systèmes, les moins redressées sont les moins nombreuses, les plus redressées les plus nombreuses. Comme Schimper (1830), comme Braun (1831) et avec les nombreux auteurs qui les ont imités ou suivis, on trouve avec une constance spéciale et très remarquable, chez de très nombreuses Phanérogames, les ordres

de parastiques suivants qui, combinés en grilles normales, donnent deux grandes séries de modèles suivant le sens dextre (D) ou sénestre (S) de la spirale génératrice (voie courte).

Modèles dextres	Modèles sénestres
1 (D) & 2 (S)	1 (S) & 2 (D)
2 (S) & 3 (D)	2 (D) & 3 (S)
3 (D) & 5 (S)	3 (S) & 5 (D)
5 (S) & 8 (D)	5 (D) & 8 (S)
8 (D) & 13 (S)	8 (S) & 13 (D)
13 (S) & 21 (D)	13 (D) & 21 (S)
21 (D) & 34 (S)	21 (S) & 34 (D)
34 (S) & 21 + 34 (D)	34 (D) & 21 + 34 (S)
55 (D) & 34 + 55 (S), etc.	55 (S) & 34 + 55 (D), etc.

Remarques : La spirale génératrice, ou système 1, est dextre ou sénestre, suivant les individus ou suivant les différentes pousses d'un même individu. Comme elle n'est pas toujours facile à suivre, notamment dans les trames denses, il est important de remarquer qu'elle est toujours de même sens que les parastiques d'ordre 3, 8, 21, 55 (etc.) et à l'inverse des parastiques d'ordre 2, 5, 13, 34 (etc.).

Le tableau ci-dessus montre que toute trame se réfère à un modèle ; que tout modèle est proche d'un autre modèle plus simple ; qu'entre deux modèles proches il y a en commun un système de parastiques. Ainsi de proche en proche, suivant un processus que nous matérialiserons plus loin, toute trame se rattache de façon simple et logique aux trames les plus simples, généralement celles des plantules, de l'espèce considérée.

2. **Théorie des billes**

Au sommet d'une tige, le méristème terminal donne naissance à des ébauches de feuilles ou primordiums foliaires qui sont visibles à la dissection sous forme de très petites bosses hémisphériques presque toujours étroitement juxtaposées. C'est la croissance de la tige, simultanément transversale et longitudinale, qui déterminera leur distribution macroscopique ultérieure. En pratique, ces primordiums paraissent se comporter entre eux comme des billes lâchées en une suite continue, du haut d'un plan incliné sur un lot de billes déjà stabilisées par des contacts réciproques. On observe que l'arrangement final est, soit très stable et « équilatéral » (fig. 4A), soit relativement stable et en « carré » (fig. 4B). Les schémas d'arrangements C à F, figure 4, montrent en C, D et E la réalisation de dispositions stables, et aussi conformes à la loi d'alternance, qui semblent bien refléter la réalité des trames à l'état d'ébauches ; c'est ainsi que paraissent s'organiser au stade ontogénique les grilles normales équilatérales. Cette disposition paraît préférable à celle obtenue dans la figure 4F dont l'équilibre est instable, qui ne respecte pas la loi d'alternance et que l'on n'observe pas dans les méristèmes.

La stabilisation des billes vers la droite dans la figure 4D ou vers la gauche dans la figure 4E, reflète encore très exactement les difficultés pour la plante à « placer » ses feuilles suivant un angle idéal de divergence ou γ qui, pour deux feuilles successives de la spirale

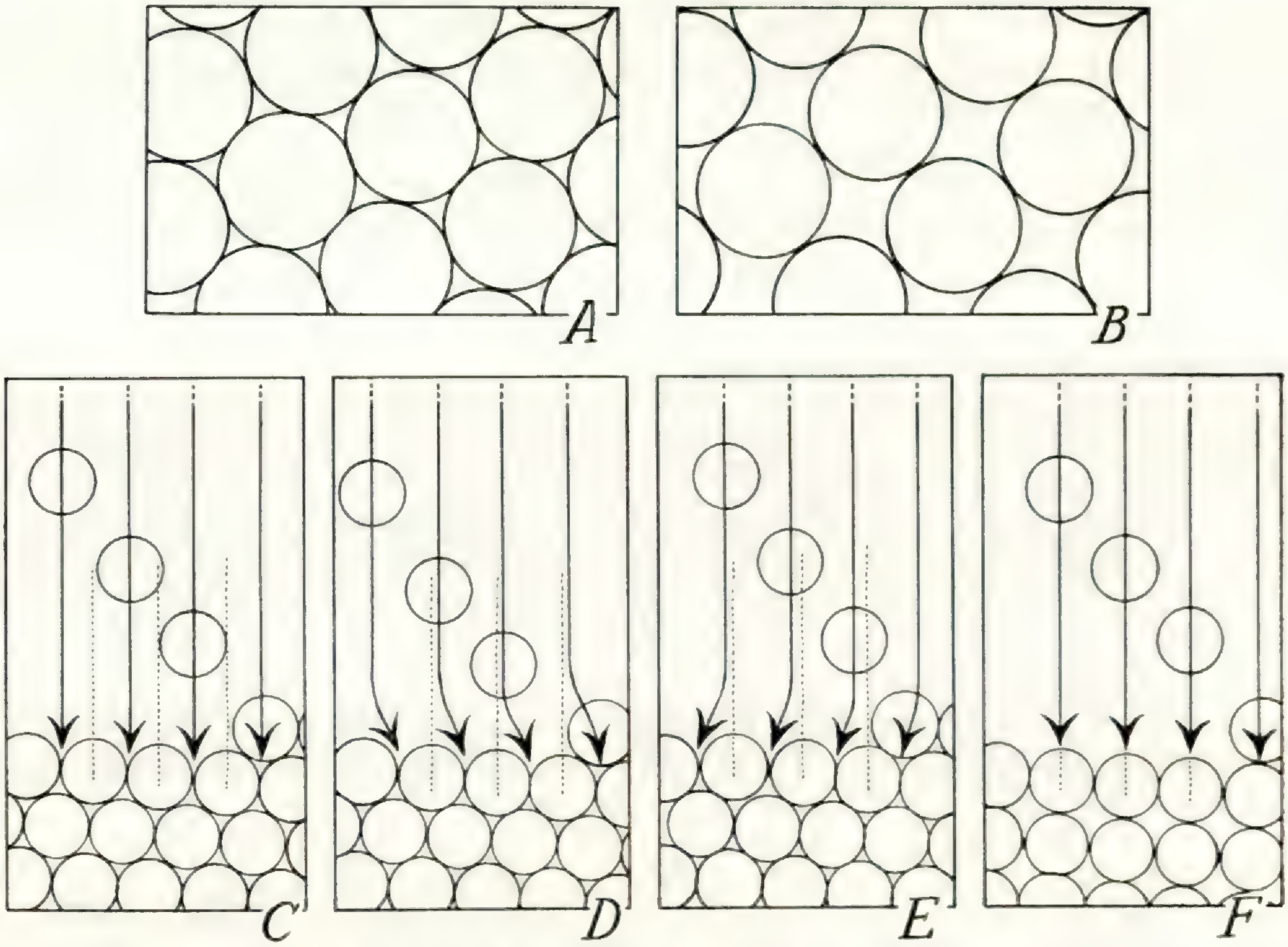


Fig. 4. — Théorie des billes : A, disposition équilatérale ; B, disposition en carré ; C, stabilisation immédiate et rigoureuse des billes ; D, stabilisation des billes après décalage vers la droite ; E, stabilisation avec décalage vers la gauche ; F, disposition en carré avec équilibre instable non conforme à la loi d'alternance.

génératrice, est d'environ 137°,5. Dans le cas schématisé par la figure 4C, l'angle idéal est trouvé d'emblée dans la position la plus stable, ce qui est rare ; dans les cas 4D et 4E, il y a stabilisation dans des positions respectivement moins ouvertes ou plus ouvertes que l'angle idéal. Cette sorte d'ajustement angulaire est présenté ainsi par A. Cuénod (1954) : « la consigne angulaire persiste, mais par une sorte d'opportunisme pour ne pas superposer trop immédiatement un organe à un autre, l'angle de divergence se modifie tout en restant la norme générale ». Il n'est pas impossible en outre que des rapports existent entre cette recherche de stabilisation phyllotaxique et les phénomènes de nutation et de circumnutation (Dutrochet, 1843 ; Van Tieghem, 1884).

3. **Grilles équilibrées**

De la précédente théorie on peut déduire que les grilles parfaitement équilibrées sont les grilles normales équilatérales. Or cette disposition réalisée lors de l'ontogénie peut persister, si la croissance longitudinale de la tige est équilibrée par une croissance proportionnelle en diamètre. Et c'est en effet ce que l'on observe chez des pachycaules, Cycadacées, Palmiers, et divers représentants les plus primitifs des modèles architecturaux décrits par

F. Hallé et Oldeman (1970). Dans les autres cas, à partir d'ébauches foliaires en trame homogène, une croissance longitudinale variable ou rythmée, en dysharmonie avec la croissance en diamètre, produit en fin de croissance des trames variables, par exemple les unes serrées, les autres lâches tout au long d'une même tige, avec disparition progressive de toutes les mailles équilatérales primitives.

Ces divers faits incitent à penser qu'un arrangement phyllotaxique dont la trame permet de tracer une grille normale équilatérale est un arrangement fondamental propre à éclairer les dispositions diverses qui en dérivent.

4. **Grilles normales en équilibre instable**

Revenons à la figure 4F où l'équilibre instable est un défi à la loi d'alternance, il s'agit d'une situation exactement intermédiaire entre les figures 4E et 4D, situation qui correspond à ce que nous avons appelé grille carrée. Une légère torsion dextre ou sénestre ($\gamma \pm \varepsilon$) permet à une maille équilatérale dressée de se transformer successivement en maille carrée puis en maille équilatérale couchée. Dans un système que l'on peut qualifier de primitif, les mailles peuvent varier, comme le montre la figure 5, autour des positions instables C et C' et la rigueur des angles, notamment ceux qui sont notés sur la figure, est un gage du caractère primitif (= peu perturbé) de la trame dense. La méthode qui suit, des modèles articulés, permettra de montrer que B est l'homologue de D en système dextre (ou sénestre), et que B' est l'homologue de D' dans le système inverse.

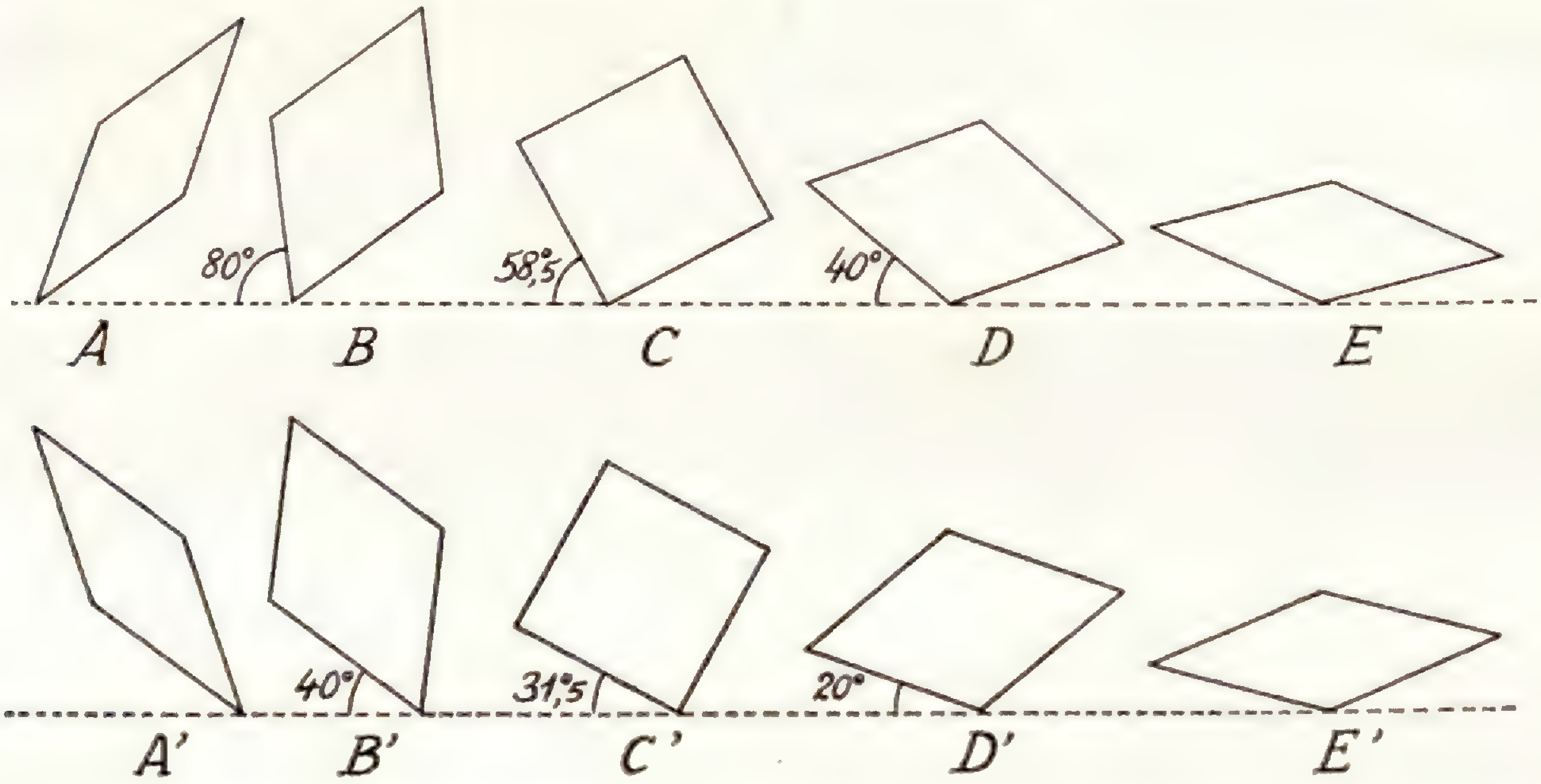


Fig. 5. — Déformation progressive des mailles en système dynamique dextre ou sénestre (A-E) et en système inverse (A'-E'). Les angles correspondent aux positions-clé (mailles équilatérales ou carrées) qui révèlent le caractère primitif de la trame, parce que non modifié par les modalités de la croissance.

III. Les modèles articulés

Dans deux précédentes notes nous avons montré que les cônes de Pins présentent plusieurs zones qui partagent la trame phyllotaxique au niveau apparent des écussons.

Afin d'expliquer le mécanisme de passage d'une zone à l'autre, et pour montrer la continuité d'un phénomène qui pourrait apparaître comme discontinu (si l'on s'en tient à l'étude des aires parastiques continues), des montages expérimentaux d'intérêt plus général ont été réalisés.

1. **Montage phyllotaxique 8 & 13, exemple pratique**

Le matériel consiste en languettes de carte raide : soit 13 languettes de 270 × 6 mm, et 8 languettes de 420 × 6 mm. Des perforations sont faites au poinçon tous les 25 mm, soit 10 perforations sur les languettes de 27 cm et 16 sur celles de 42 cm. L'assemblage consiste à réaliser une couronne déformable (voir fig. 7, 8, 12) qui est composée de languettes

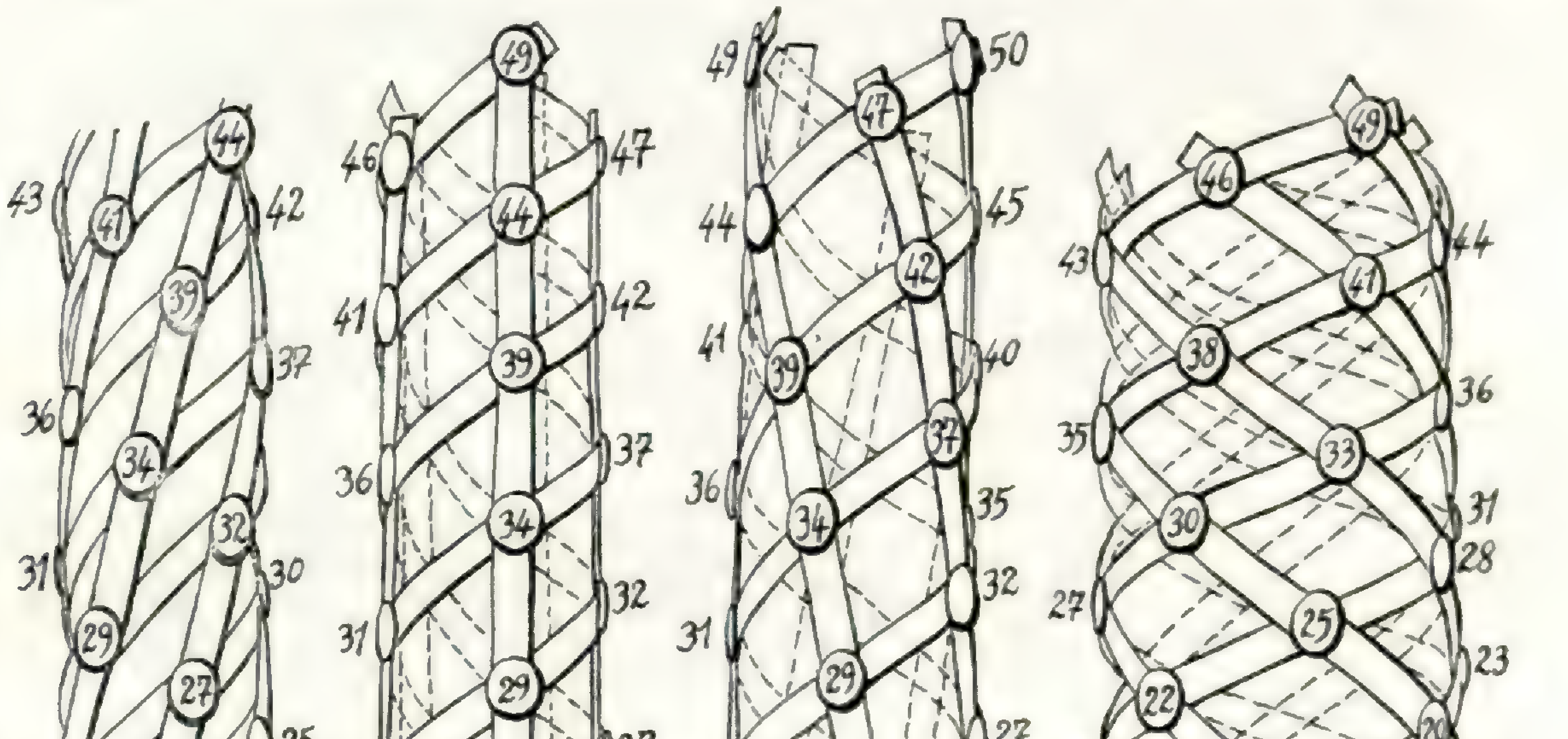


Fig. 6. — Modèle phyllotaxique dextre 3 et 5 et sa variation : A, pandaniforme ; B, avec 5 orthostiques ; C, à mailles équilatérales dressées ; D, à mailles équilatérales couchées ; E, céréiforme.

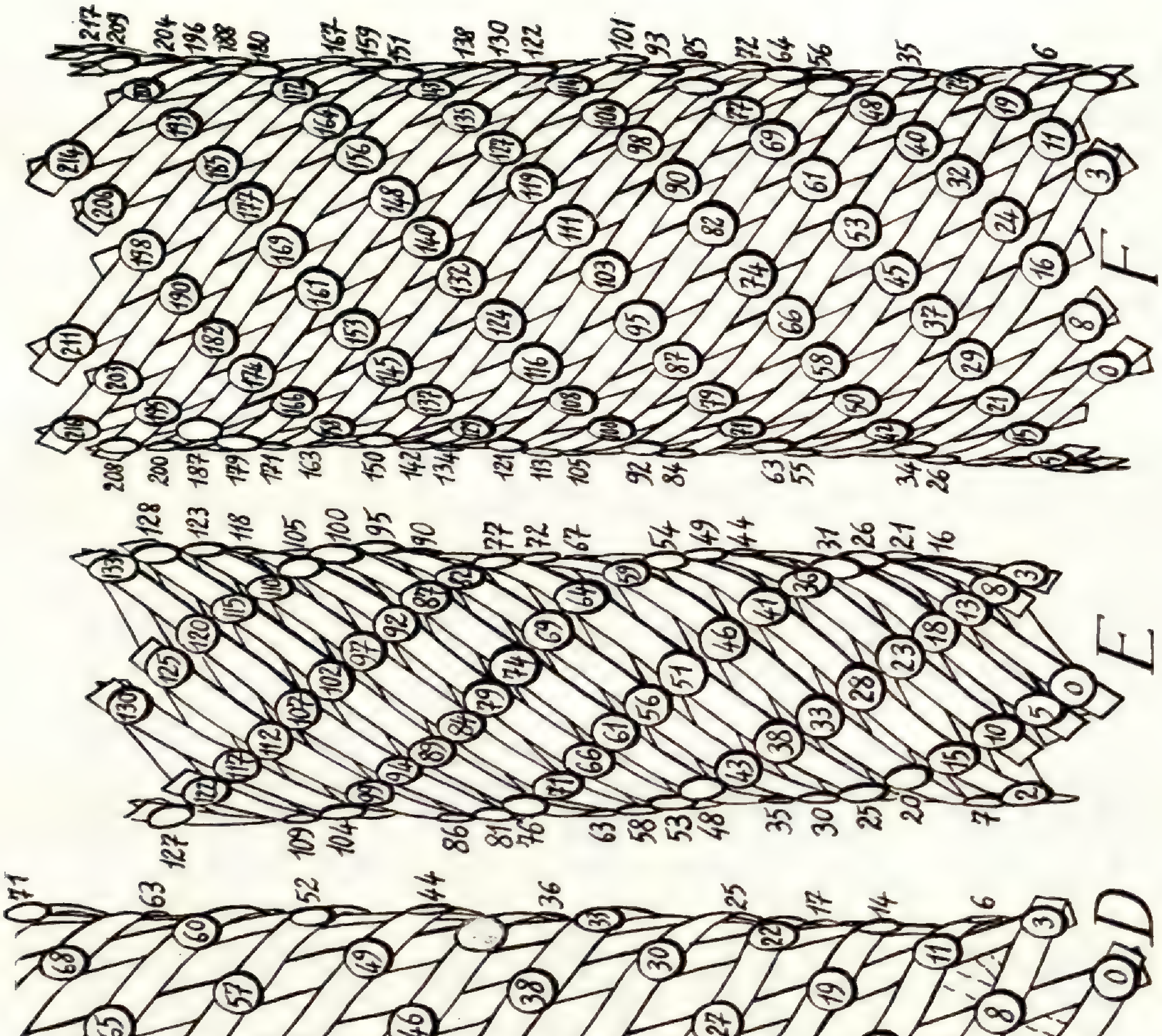


Fig. 7. — Variantes pandaniformes chez des modèles phyllotaxiques dextres de la série de Schimper : A, modèle 1 & 2 ; B, modèle 2 & 3 ; C, modèle 3 & 5 ; D, modèle 5 & 8 ; E, modèle 8 & 13 ; F, modèle 13 & 21. On remarque que A, C, et E ont des mailles anormales dextres, et que B, D et F ont des mailles anormales sénestres.

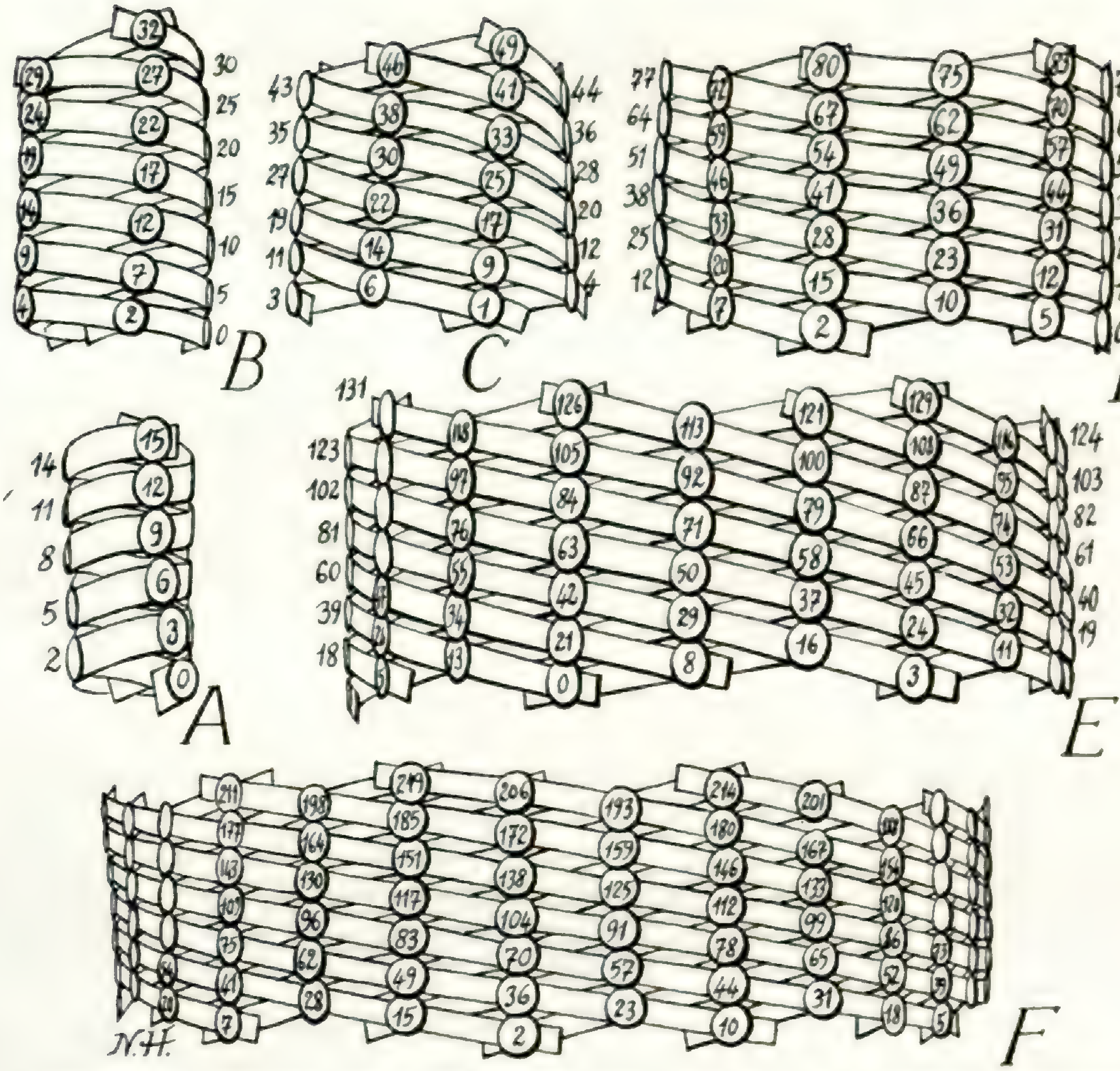


Fig. 8. — Variantes céréiformes chez des modèles phyllotaxiques dextres de la série de Schimper : A, modèle 1 & 2 ; B, modèle 2 & 3 ; C, modèle 3 & 5 ; D, modèle 5 & 8 ; E, modèle 8 & 13 ; F, modèle 13 & 21.

matérialisant des parastiques, 13 dans un sens, 8 dans l'autre. Le montage est effectué avec des punaises à dessin à pointe de section ronde ; chaque pointe est retenue par un petit prisme de liège, chaque punaise s'identifiant à une insertion foliaire de trame dense. La grille réalisée est à géométrie variable car les mailles, montées en carré, sont transformables en losanges. Les parastiques d'ordre 13 sont les plus redressées ; celles d'ordre 8 ont été choisies dextres pour que la spirale génératrice (voie courte) soit dextre. Toutes les inclinaisons que peuvent prendre les aires parastiques continues ou discontinues des cônes de Pins sont réalisables avec un tel modèle.

Des modèles 13 & 21, 5 & 8, 3 & 5, 2 & 3 et 1 & 2 sont construits de la même façon. La planche 6 montre les variations d'un modèle 3 & 5 dextre. On voit successivement : A, grille anormale oblique dextre ; B, grille anormale avec 5 orthostiques ; C, grille de transition à mailles dressées ; (on peut ajouter ici J de la planche 11, grille normale à mailles carrées) ; D, grille de transition à mailles couchées ; E, variante dite cérei forme.

La planche 7 montre différents modèles, à spirale génératrice dextre, de grilles anormales obliques à mailles dextres (A, C, E) ou sénestres (B, D, F) : A, modèle 1 & 2 ; B,

modèle 2 & 3 ; C, modèle 3 & 5 ; D, modèle 5 & 8 ; E, modèle 8 & 13 ; F, modèle 13 & 21. De telles structures, non rares chez les Monocotylédones, peuvent être qualifiées de *pandaniformes* ; elles sont particulièrement typiques chez *Pandanus halleorum* B. C. Stone, de l'île Mallicolo.

La planche 8 montre différents modèles (spirale génératrice dextre) de grilles anormales à mailles couchées : A, modèle 1 & 2 ; B, modèle 2 & 3 ; C, modèle 3 & 5 ; D, modèle 5 & 8 ; E, modèle 8 & 13 ; F, modèle 13 & 21. De telles structures, fréquentes chez des plantes grasses, peuvent être qualifiées de *céréiformes*, du nom des *Cereus* ou Cactus cierges, et font apparaître des orthostiques matérialisées par des côtes de la tige.

2. **Variation de l'angle de divergence**

Prenons un modèle 8 & 13 à mailles carrées ; étirons-le avec torsion dans le sens des parastiques dextres d'ordre 8 ; les parastiques 13 sont finalement disposées en orthostiques et il est alors aisé de calculer l'angle de divergence correspondant à cette disposition, on a :

$$x = \frac{360^o \times 5}{13} = 138^o{,}46 \text{ (au centième de degré près).}$$

Quand le même modèle est à la fois élargi et raccourci, avec torsion en sens inverse, on obtient une grille anormale à mailles couchées ; il se dessine alors de nouvelles parastiques très redressées, presque des orthostiques, qui partagent la couronne en $8 + 13 = 21$ bandes longitudinales. Un tassement plus complet du modèle, non pratiquement réalisable, aboutirait à l'obtention de 21 orthostiques. Dans cette position les angles de divergence seraient sensiblement plus petits : $x' = \frac{360 \times 8}{21} = 137^o{,}14$. Or cet angle limite est très aisément obtenu avec un modèle 13 & 21. On a ainsi :

avec un modèle 8 & 13 ... $x > \gamma > x'$
— 13 & 21 ... $x' < \gamma < x''$
— 21 & 34 ... $x'' > \gamma >'''$, etc.

Dans chaque modèle, la moyenne des deux valeurs obtenues donnerait ainsi une approximation de l' « angle d'or » ou γ, soit pour le modèle 8 & 13 : $\frac{138^o{,}46 + 137^o{,}14}{2} = 137^o{,}8$ avec une « fourchette » de $1^o{,}3$. Le tableau qui suit donne pour chaque modèle une valeur moyenne approchée de γ.

Cas nº	Modèle	Nb. d'orthostiques en position étirée	Angle de divergence * sup^r (+) ou inf^r (—) à γ		Fourchette *	Moyenne * > γ	Moyenne * ≠ γ	Moyenne * < γ
1	1 & 2	2	180	(+)	60	150		
2	2 & 3	3	120	(—)	24			132
3	3 & 5	5	144	(+)	9	139,5		
4	5 & 8	8	135	(—)	3,4615			136,7307
5	8 & 13	13	138,4615	(+)	1,3187	137,8021		
6	13 & 21	21	137,1428	(—)	0,5042			137,3949
7	21 & 34	34	137,6470	(+)	0,1925	137,5508		
8	34 & 55	55	137,4545	(—)	0,0735			137,4913
9	55 & 89	89	137,5280	(+)	0,0280	137,5114		
10	89 & 144	144	137,5	(—)	0,0107			137,5053
11	144 & 233	233	137,5107	(+)	0,0040	137,5086		
12	233 & 377	377	137,5066	(—)	0,0015		↓	137,5074
13	377 & 610	610	137,5081	(+)	0,0005		137,5077	
14	610 & 987	987	137,5075	(—)	0,0002		137,5077	
15	987 & 1 597	1 597	137,5078	(+)	0,0000		137,5077	

* En degrés avec décimales.

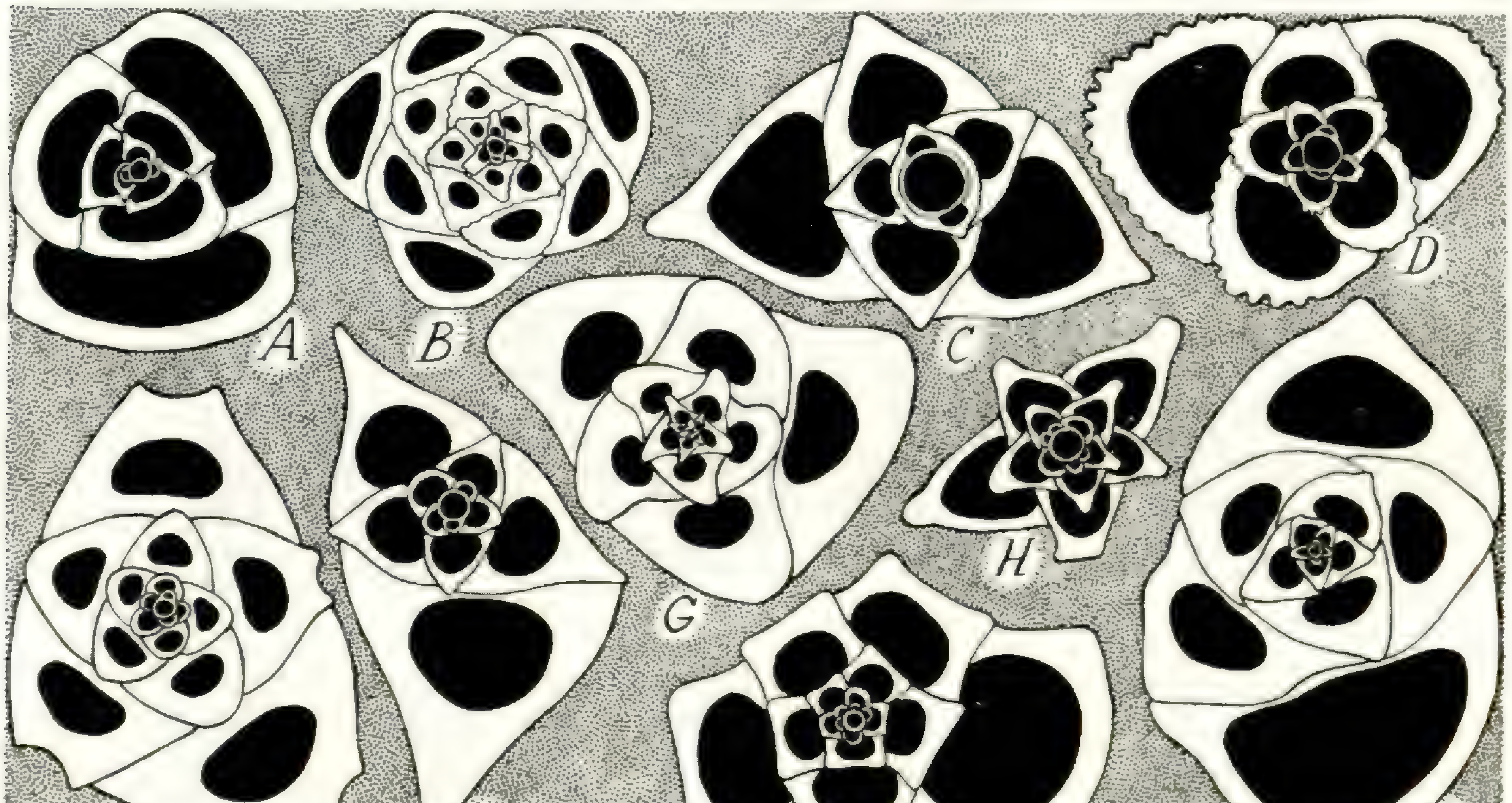


FIG. 9. — Coupes transversales de Foraminifères Miliolidae (d'après SCHLUMBERGER) : A, *Triloculina marioni* Schlumb., 0,8 mm, 128° ; B, *Pentellina douvillei* Schlumb., 1,2 mm, 138° ; C, *Adelosina laevigata* d'Orb., 1,3 mm, 142° ; D, *Quinqueloculina undulata* d'Orb., 0,68 mm, 142° ; E, *Pentellina chalmasii* Schlumb. 0,4 mm, 143° ; F, *Adelosina bicornis* W. et J., 0,3 mm, 143° ; G, *Quinqueloculina seminulum* Linné, 0,7 mm, 143° ; H, *Q. stelligera* Schlumb., 0,2 mm, 143° ; I, *Q. rugosa* d'Orb., 0,5 mm, 144° ; J, *Q. vulgaris* d'Orb., 1,3 mm, 144°. — La dimension est celle de la plus grande longueur de la coupe. L'angle d'insertion des loges est mesuré à partir des 6 ou 8 plus grandes loges.

Les quatre premiers cas du tableau ci-dessus se rapportent à des modèles de faible densité foliaire, cas de beaucoup de nos plantes modernes. Les fourchettes sont alors larges et l'angle de divergence s'accommode de solutions très ouvertes comme 180° ou 144°, réalisées facilement avec les modèles 1 & 2 ou 3 & 5, ou plus fermées comme 120° et 135°, qui s'obtiennent avec les modèles 2 & 3 ou 5 & 8. A partir du 13e cas, les fourchettes sont si étroites qu'une valeur de 137°, 5077 (= 137°30′27″, 72) est une approximation extrêmement fine de l'angle d'or γ habituellement présenté par la méthode classique des fractions continues.

Il est intéressant de comparer ces dispositions phyllotaxiques à l'arrangement des loges que l'on observe chez certains Foraminifères. Les angles de divergence des loges sont souvent de 180° chez *Spiroloculina* et *Polymorphina*, de 144° chez *Quinqueloculina* et *Guttulina*, de 120° chez *Cruciloculina* et *Triloculina*. Divers genres de Miliolidae ayant des angles de divergence des loges compris entre 128° et 148°, nous y avons recherché des valeurs proches de 137°,5, sans grand succès reconnaissons-le : les angles les plus fréquents sont 142° à 144° : sur plusieurs dizaines d'espèces, un seul cas montra 138° (fig. 9B), les mesures

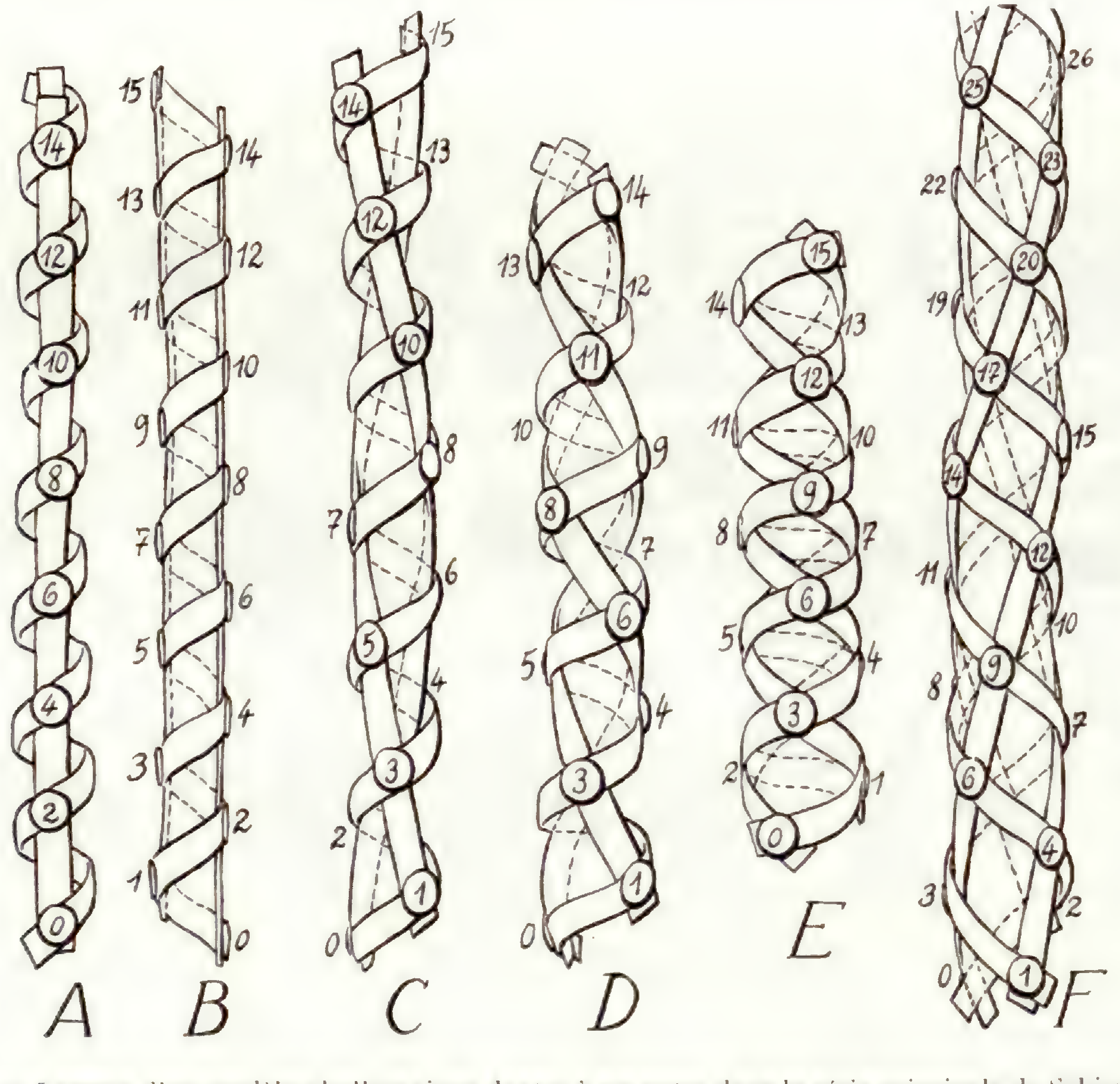


Fig. 10. — Passage d'un modèle phyllotaxique dextre à un autre dans la série principale de Schimper (voir texte p. 85) : A-E, modèle 1 & 2 ; F, modèle 2 & 3

étant prises sur les belles figures de SCHLUMBERGER (1886, 1893, 1905). On note aussi que les tests de certaines espèces ont une disposition en spire trochoïde variant progressivement avec l'âge, tandis que d'autres montrent un brusque changement d'angle à la fin de la période de jeunesse. Nous sommes redevables à M^me^ Y. LE CALVEZ, du Laboratoire de Micropaléontologie du Muséum, d'informations sur ce sujet qui, malgré son intérêt, aurait été peu étudié (cf. CUSHMAN & OSAWA, 1930).

3. Continuité entre les modèles articulés

Les planches 10 à 12 (détails A à S) montrent le mode de passage d'un modèle à l'autre, des plus pauvres en parastiques articulées aux plus riches (tous avec spirale génératrice dextre) : A à E figurent différentes positions d'un modèle 1 & 2 ; en A et B les orthostiques sont d'ordre 2, l'angle de divergence est 180º ce qui correspond à des feuilles distiques, la spirale d'ordre 1 (génératrice) pourrait aussi bien être inversée et alors sénestre, les mailles sont équilatérales dressées ; en C, les mailles sont intermédiaires entre les équilatérales et les carrées ; en D, les mailles sont carrées ; en E, elles sont équilatérales couchées et homologues de celles de F : on le constate en comparant par exemple E9-10-11-12 et F9-10-11-12 (numéros des nœuds sur les fig. E et F).

Vues F à H figurant différentes positions d'un modèle 2 & 3 : F (voir E) a des mailles équilatérales dressées ; G a des mailles carrées ; H a des mailles équilatérales couchées homologues de I : on le constate en comparant par exemple H9-11-12-14 à I11-13-14-16.

Vues I à K figurant un modèle 3 & 5 : I (voir H) a des mailles équilatérales dressées ; J a des mailles carrées ; K a des mailles équilatérales couchées homologues de L : comparer par exemple K17-22-25-30 et L18-23-26-31.

L à N figurent un modèle 5 & 8 : L (voir K) a des mailles équilatérales dressées ; M a des mailles carrées ; N a des mailles équilatérales couchées homologues de O : comparer N0-5-8-13 et O0-5-8-13.

O à Q figurent un modèle 8 & 13 : O (voir N) a des mailles équilatérales dressées ; P a des mailles carrées ; Q a des mailles équilatérales couchées homologues de R : comparer Q16-24-29-37 et R18-26-31-39.

R et S appartiennent à un modèle 13 & 21 : R (voir Q) a des mailles équilatérales dressées ; la forme à mailles carrées a été omise entre R et S : S est à mailles équilatérales couchées homologues d'un modèle d'ordre supérieur présentant des mailles équilatérales dressées.

Le passage à des modèles de plus en plus riches en parastiques peut se poursuivre suivant le même mécanisme, suivant les termes de la série de Fibonacci, sans modifications autres que celles qui découlent d'éventuelles altérations.

REMARQUES : Bien que de modèles différents, E et F ont un même diamètre ; il en est respectivement de même de H et I, de K et L, N et O, Q et R. Ainsi l'accroissement progressif en diamètre se fait, dans chaque modèle, entre la forme à mailles équilatérales dressées et la forme à mailles équilatérales couchées. Le relai des liaisons parastiques n'implique pas de variation de diamètre dans les conditions de notre démonstration. Si l'on veut caractériser une trame quelconque par deux séries de parastiques, les principales, l'une dextre et l'autre sénestre, les trames carrées ou subcarrées (intermédiaires entre les formes équilatérales) ne fournissent qu'une solution ; les trames équilatérales, les trames pandaniformes et les trames céréiformes se prêtent toutes à deux solutions.

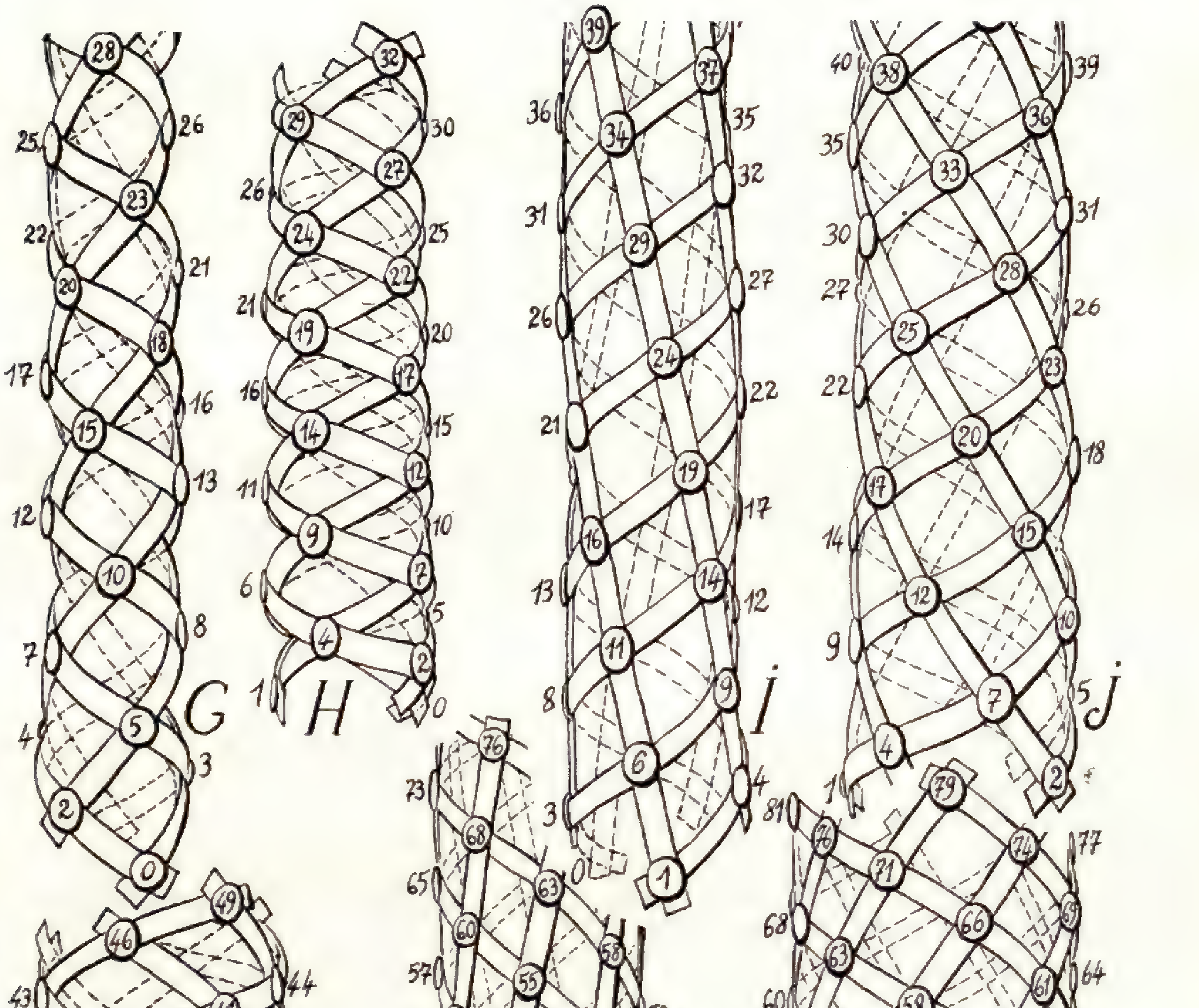


Fig. 11. — Suite de la figure 10 : G-H, modèle 2 & 3 ; I-K, modèle 3 & 5 ; L-M, modèle 5 & 8.

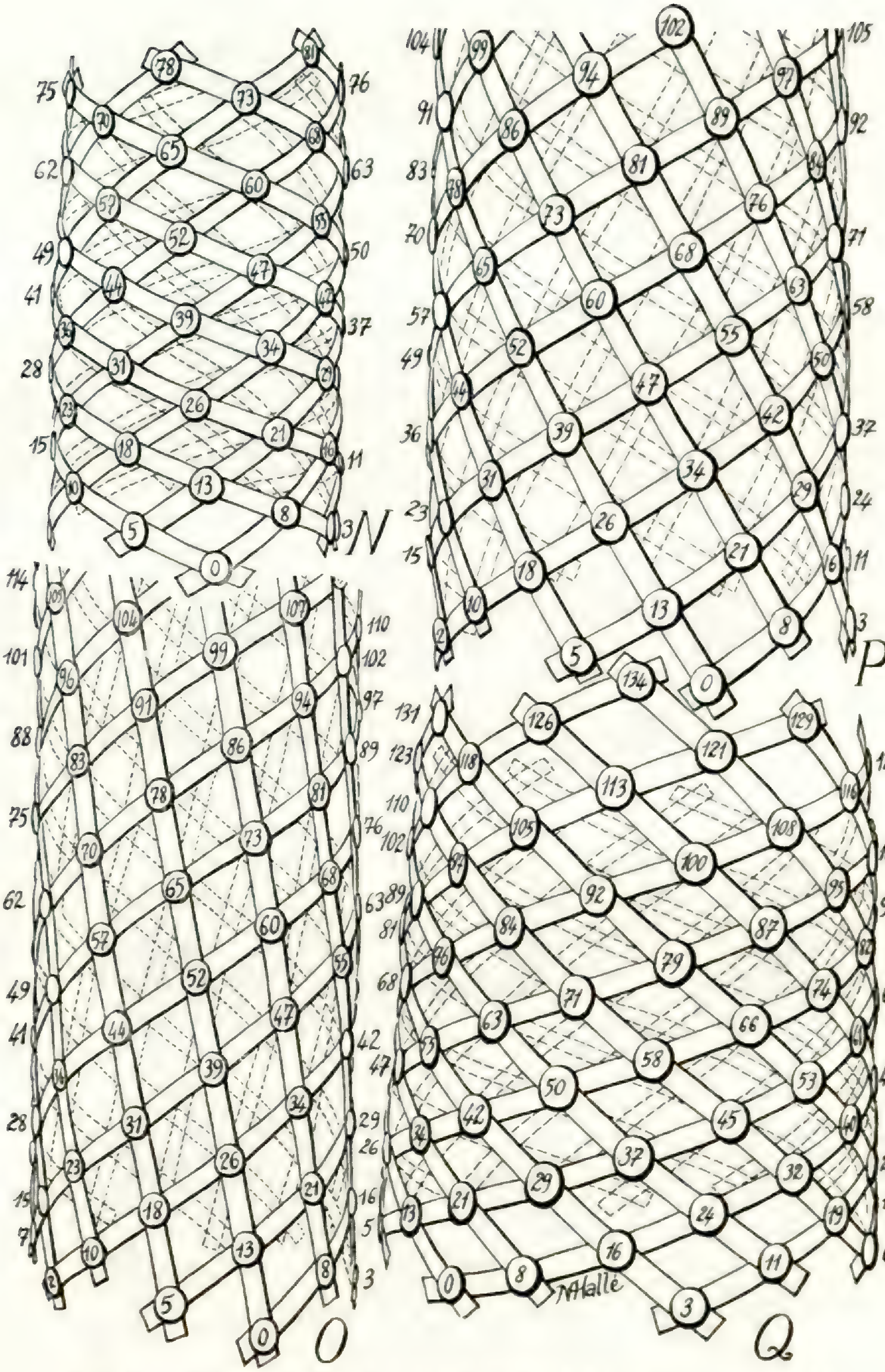


Fig. 12. — Suite des figures 10 et 11 ; N, modèle 5 & 8 ; O-Q, modèle 8 & 13.

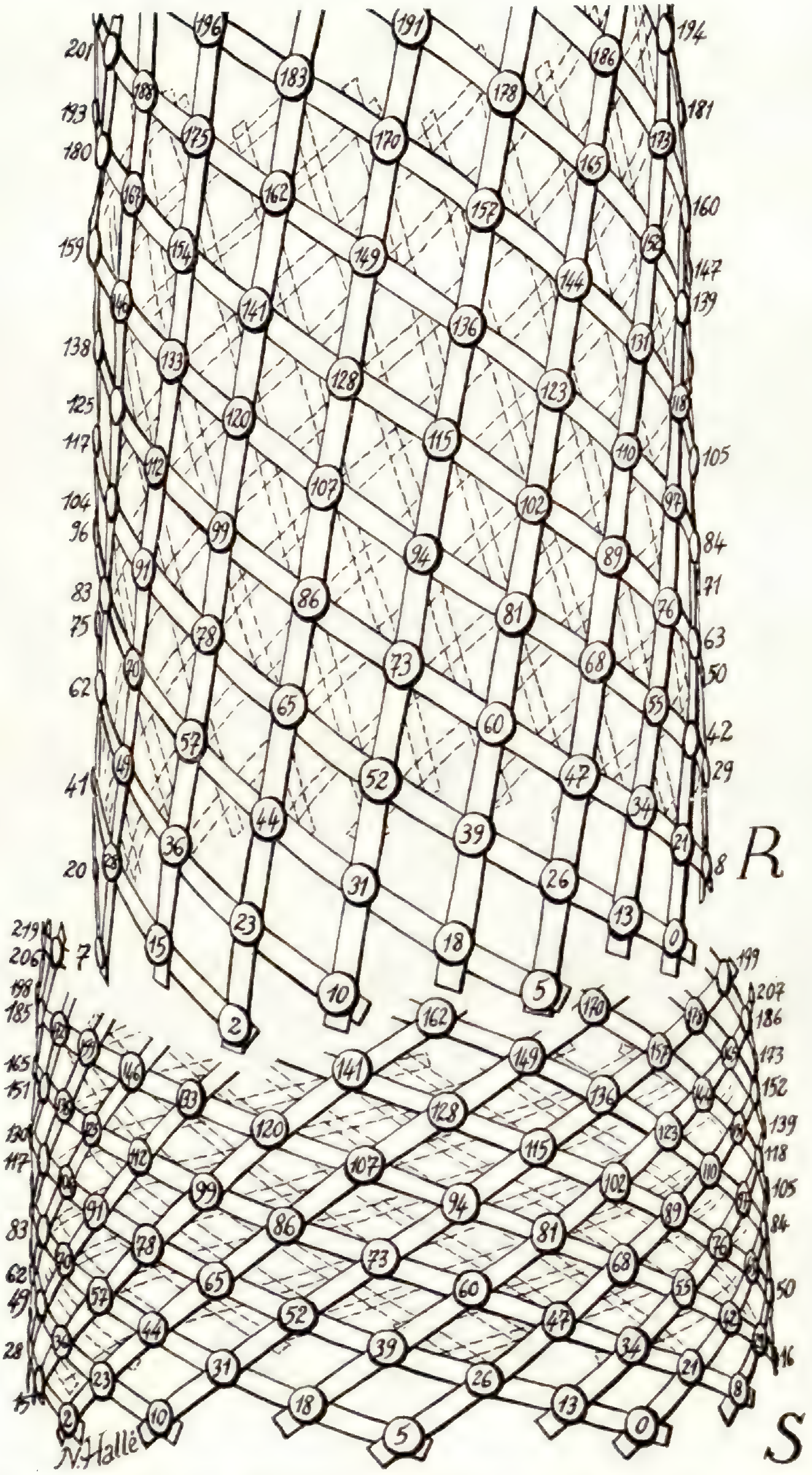


FIG. 13. — Suite des trois figures précédentes : R et S, modèle 13 & 21.

4. Causes d'altération

Pour tous les cas figurés ci-dessus, il serait très facile et présentement superflu de citer des exemples concrets ; et ceux-là n'épuiseraient pas, et de loin, les possibilités des arrangements phyllotaxiques. Jusqu'ici tous nos modèles se référaient à la série de Fibonacci qui constitue la série principale de Schimper (1/2, 1/3, 2/5, 3/8 etc. selon la notation classique que nous préférons remplacer par 1 & 2, 2 & 3, 3 & 5, 5 & 8, etc.). Or, comme on le sait, des arrangements différents découlent souvent de modifications de la série principale. On en trouve notamment l'origine dans la fusion de deux primordiums foliaires ou au contraire dans le dédoublement d'un primordium. On en connaît de nombreux cas. Nous nous arrêterons seulement à celui du curieux cône de Pin que voici : un lot parfaitement normal de fruits de *Pinus pinaster* Ait., de modèle 8 & 13 en zone 1 (N. Hallé, 1979) contenait un cône anormal isolé, de modèle 11 & 18 en zone 1 (région inférieure à moyenne). Cela nous paraît révéler en amont, c'est-à-dire vers la base de l'axe porteur, un vraisemblable dédoublement de primordium d'où découlerait la référence à une série secondaire de Schimper : 1/3, 1/4, 2/7, 3/11, 5/18, etc. En outre, en aval, dans son tiers supérieur, le même cône présente deux autres remarquables anomalies, rares pour un cône de *Pinus* quoique classiques comme modifications chez nombre de parastiques foliaires ; ce sont des bifurcations de parastiques révélées avec précision par des confluences d'écailles et accompagnées de « fasciations » de graines (fig. 14). Ainsi, qu'une anomalie en amont en entraîne par régulation d'autres en aval, cela n'a rien d'étonnant avec un mécanisme aussi « typé » que celui présenté par nos modèles articulés : hypothèse d'explication qui nous paraît trouver un

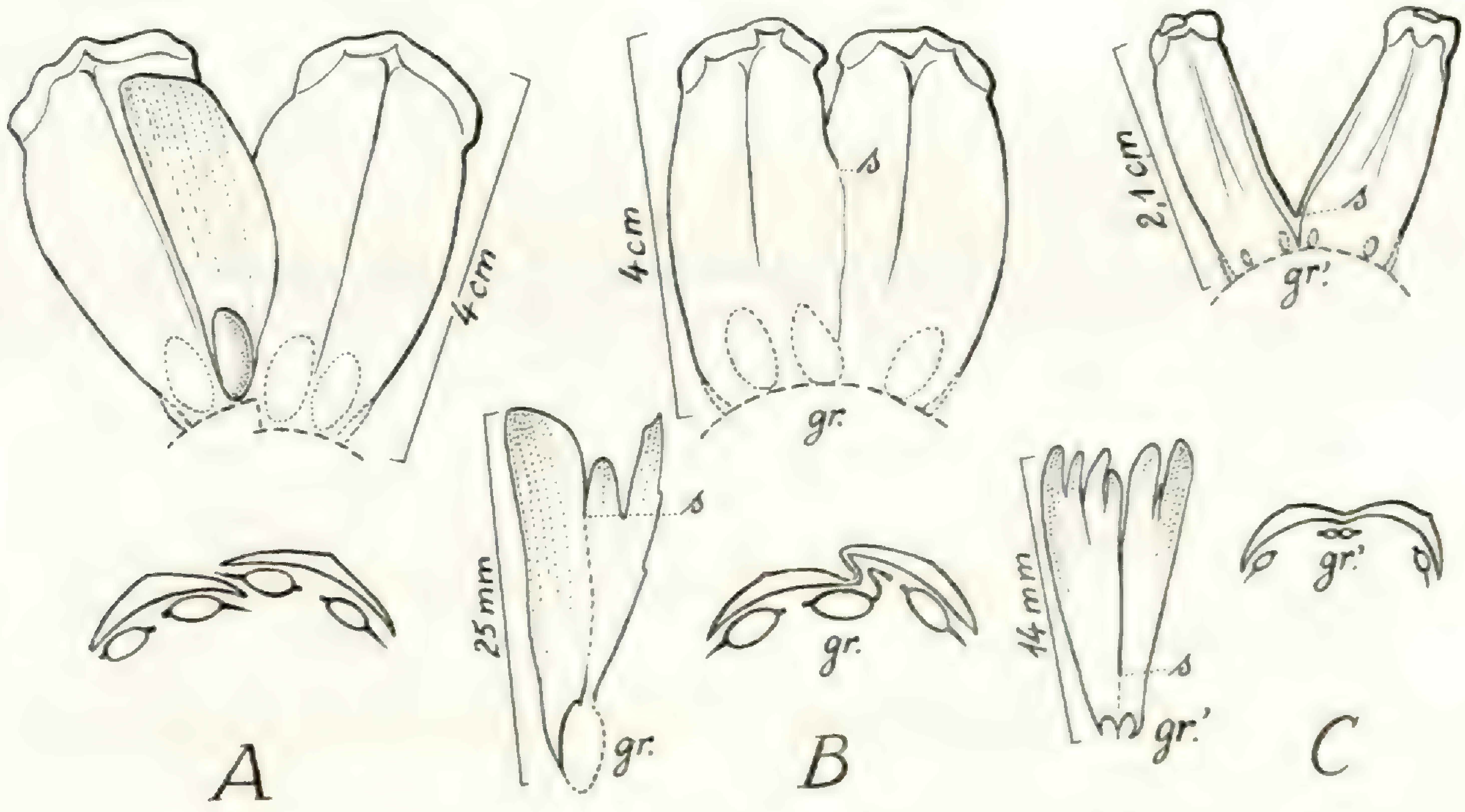


Fig. 14. — Couples d'écailles de *Pinus pinaster* Ait. vues par la face adaxiale et schémas de coupes transversales : A, cas normal avec une graine en place ; B, première anomalie et graine à aile double ; C, seconde anomalie et graine double ; s, niveau supérieur de soudure.

appui dans un travail de LEIGH (1972) dont voici la principale conclusion adaptée de l'américain : « un angle constant de 137°,5 assure une régulière distribution des feuilles autour de la tige à chaque étape de la croissance. Un angle différent pourrait produire une plus égale distribution à une étape donnée, mais aux dépens de chevauchements excessifs ultérieurs ». Or, dans les séries qui sont autres que la principale de Schimper, les angles de divergence sont très différents : environ 100° avec un modèle 11 & 18 !

IV. CONCLUSIONS

La phyllotaxie théorique de C. DE CANDOLLE illustrée par son appareil de démonstration (1895), peut être qualifiée d'évoluée ou de stabilisée, voire statique en ce qu'elle refuse à l'axe toute possibilité de torsion si faible soit-elle, et cela ne correspond pas à la réalité ; elle nous paraît cependant exprimer assez bien la phase morphologique finale déjà fixée par la vascularisation de la tige : elle s'accompagne tantôt d'allongements qui étirent les grilles, tantôt de croissances notables en diamètre qui les écrasent ; elle nie tout ajustement des angles de divergence. En ce dernier point elle ignore une aptitude essentielle de la phase juvénile du développement (voir les fourchettes des cas 1 à 5 du tableau p. 83).

Il semble que notre nouvelle méthode des modèles articulés illustre au contraire une phase primitive et dynamique de la phyllotaxie, éclairant d'un jour nouveau le stade juvénile des arrangements foliaires, précisément avant la stabilisation définitive liée aux structures vasculaires internes. Nos modèles cylindriques et observés latéralement complètent utilement les coupes transversales de bourgeons et les représentations par diagrammes. La nécessité de légères torsions de l'axe, ou au moins de sa région apicale, est déduite des mouvements de nos modèles. Si les énormes bourgeons multifoliés des pachycaules se suffisent de torsions pratiquement nulles, comme le montrent bien les fourchettes des cas 11 à 15 (tabl. p. 83), d'autres structures primitives extrêmes, pandaniformes ou céréiformes, impliquent au contraire, plus qu'une aptitude, des performances en matière de « libration ». Même lorsqu'elle est de faible amplitude, cette dernière est nécessaire à toute fixation ultérieure d'orthostiques d'intérêt éventuellement spécifique.

Notre explication de la phyllotaxie se caractérise aussi, tant par une certaine fixité de triangulation entre les ébauches foliaires ou les feuilles, que par la possibilité de relais entre jeux de parastiques prioritaires d'ordre différent. Une illustration approchée du phénomène pourrait être suggérée par un mobile spatial n'échappant à l'attraction d'un système astral que pour se plier à celle d'un autre système. Chez certaines plantes qualifiées de primitives des dispositions foliaires en trames équilatérales denses dépourvues d'orthostiques, perpétuent certaines des plus remarquables particularités de fossiles du Carbonifère (F. HALLÉ et OLDEMAN, 1970 : 135-142). Les structures primitives à trames denses nous paraissent éclairer beaucoup les structures plus modernes de nos plantes à fleurs. Un mécanisme uniforme assurant la production des ébauches foliaires, et suivi d'une phase de plasticité angulaire, par phyllotaxie dynamique, suffit, nous semble-t-il, à expliquer, avec le jeu des altérations, tous les arrangements ultérieurs, malgré leur diversité, en modèles non verticillés, et même certains cas parmi ces derniers.

Les superpositions foliaires souvent recherchées systématiquement à la suite de BRAUN exemple : EICHLER, *Mart. Fl. Bras.*, 4 (1), tab. 111, 1863), ne méritent souvent pas la consi-

dération qu'on leur accorde. Ainsi un modèle articulé 8 & 13 peut donner, en mailles normales, des superpositions aussi variées que 13, 21, 34, 47, 55, 60, 73, 76 orthostiques. Il n'y a aucune raison de fixer avec de Candolle le nombre des orthostiques à 55 plutôt qu'à 21 ou 13, pour n'étudier comme seules variables que les longueurs et les diamètres des rameaux.

Notre méthode empirique et pratique, bien que comportant encore certains aspects hypothétiques, dépasse beaucoup la méthode statique de C. de Candolle. Il semble que confrontée finement aux faits ontogéniques qui ne sont pas de notre spécialité, elle se prêtera, malgré la disgrâce actuelle et sans doute passagère de la phyllotaxie classique en France, à des enrichissements qui permettront de mieux connaître les plantes.

REMARQUES SUR LE MÉMOIRE DE N. HALLÉ

par Michel Guédès

Le travail de N. Hallé est inspiré d'idées neuves formées au contact direct de certains faits. Il est mené indépendamment des conceptions de la plupart des théoriciens, et même de la plupart des autres observateurs. Par là il évite la lourdeur de trop de productions savantes, mais il semble utile de placer ses résultats dans la perspective de l'ensemble des données phyllotaxiques, trop rarement exposées de nos jours au lecteur français.

Il n'est plus douteux depuis les observations de Church (1901, 1920) et de Hirmer (1931, 1934) que dans la plupart des cas de phyllotaxie spiralée, les orthostiques n'existent pas dans le bourgeon dont naît la tige. Comme le voulaient les Bravais (1837), les feuilles des tiges à phyllotaxie spiralée sont « curvisériées ». Les orthostiques, considérées dans le bourgeon, sont en fait des spires ou des hélices très redressées, qui assez souvent deviennent des génératrices de la tige après que celle-ci se soit allongée. Il y a cinq de ces spires dans le cas de la phyllotaxie quinconciale usuelle (fig. 15A) où l'angle de divergence est classiquement considéré comme valant 2/5 de circonférence, soit 144°. Ces spires ou hélices n'ont rien à voir bien entendu avec les hélices foliaires multiples envisagées par L. Plantefol et son école. Celles-ci sont des parastiques de contact. Dans le cas de la phyllotaxie quinconciale on peut tracer deux de ces parastiques dans un sens et trois dans l'autre, et l'un ou l'autre de ces deux ensembles est alors choisi, arbitrairement il faut le dire, comme ayant la valeur d'hélices foliaires « génétiques ».

S'il n'y a point d'orthostiques vraies, c'est que l'angle de divergence n'est pas en réalité une fraction rationnelle de la circonférence. Les mesures de Church et de Hirmer, puis celles de Fujita (1937, 1939, 1964) et de Leigh (1972) ont confirmé que les valeurs des angles de divergence observées dans les phyllotaxies diverses sont au moins en moyenne extrêmement proches de la valeur limite de la série de Fibonacci à laquelle appartient la fraction qui *semble* caractériser la phyllotaxie de la tige allongée. Une tige de phyllotaxie quinconciale, considérée à l'état de bourgeon, montre des angles de divergence de 137 à 138°, bien voisins de la limite de la série 1/2, 1/3, 2/5, 3/8 ... à laquelle appartient la fraction 2/5. Cette limite est de 137°30′ environ. La phyllotaxie 3/8 appartient à la même série,

et l'angle de divergence y est le même au niveau du bourgeon apical. Chez les Conifères, où la phyllotaxie relève de fractions appartenant à des séries secondaires, les valeurs des angles de divergence sont pareillement très proches des limites des séries en question. Là encore, les BRAVAIS avaient vu juste.

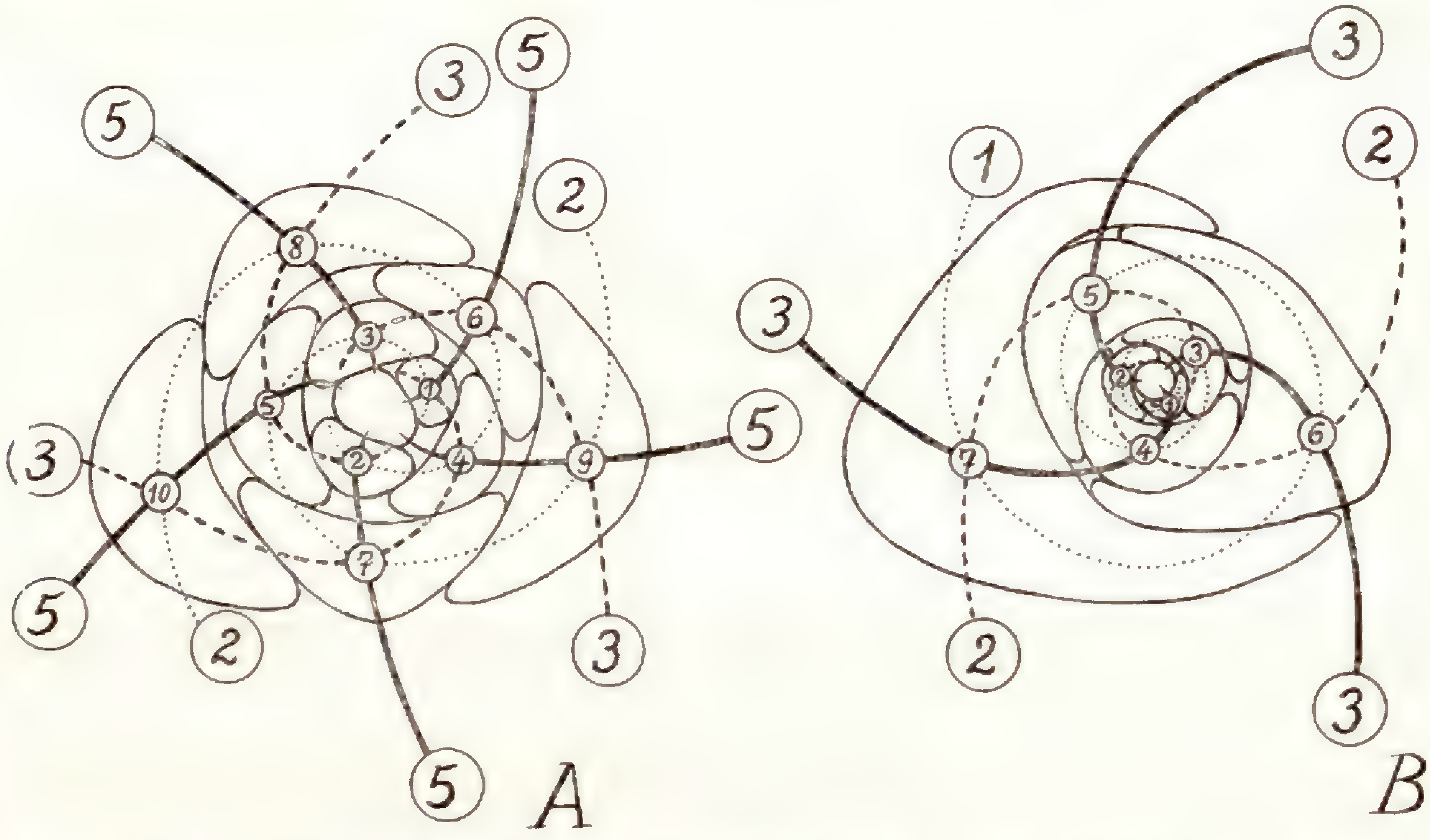


FIG. 15. — Coupes transversales de bourgeons apicaux (contours d'après ITERSON, 1907, *in* SNOW, 1955) : A, *Jasminum fruticans* L., parastiques de contact d'ordre 2 et 3 (traits pointillés et interrompus), et 5 spirostiques (traits continus) ; B, *Bellis perennis* L., parastiques de contact d'ordre 1 et 2 (traits pointillés et interrompus), et 3 spirostiques (traits continus). — **Nota : lors de l'allongement des tiges, les spirostiques deviennent des orthostiques plus ou moins nettes.**

En somme, la phyllotaxie d'une tige à feuilles curvisériées ne peut nullement être caractérisée par son angle de divergence, qui est identique dans de vastes ensembles de phyllotaxies différentes. Elle doit plutôt l'être, comme le proposa CHURCH (1904), par le nombre de parastiques de contact que l'on peut reconnaître dans le bourgeon apical, ou sur la tige allongée en considérant les rapports des segments foliaires. Le nombre de ces parastiques dans les deux sens dénote la densité de la disposition des ébauches foliaires et des feuilles, c'est-à-dire le résultat des relations qui existent entre leur taille, la rapidité de leur formation et l'accroissement diamétral et longitudinal de l'apex durant celle-ci.

N. HALLÉ considère donc à très juste titre que les orthostiques proprement dites sont d'un intérêt douteux, et utilise une caractérisation en termes de parastiques, mais il faut bien voir qu'*il ne s'agit pas de celle à laquelle* CHURCH *nous a accoutumés.*

Dans une phyllotaxie quinconciale, on décèle nous l'avons dit deux parastiques de contact dans un sens et trois dans l'autre, auxquelles correspondent cinq spirostiques, qui deviennent éventuellement cinq orthostiques sur la tige allongée (fig. 15A). Dans la notation de HALLÉ, au contraire, au système de 2 & 3 parastiques correspondent 3 orthostiques, parce que ces dernières sont obtenues artificiellement par l'allongement d'un modèle arti-

culé au cours duquel elles naissent par redressement des parastiques d'ordre 3. A ce moment, dans la tige à 3 orthostiques ainsi construite, on peut déceler une parastique de contact dans un sens, c'est la spirale unique, et deux dans l'autre.

Il est essentiel de souligner que l'étude directe des bourgeons menée par bien des auteurs depuis le début de ce siècle, montre qu'une tige à 5 orthostiques apparaît en fait à partir d'un bourgeon de 2 + 3 parastiques, qui présente aussi 5 spirostiques (fig. 15A). La nature elle-même nous indique que l'allongement de la tige redresse plus ou moins les 5 spirostiques en orthostiques, mais *ne parvient point* à transformer en orthostiques les parastiques d'ordre 3. Le cas d'une tige à 3 orthostiques est connu. Il se voit par exemple chez la Pâquerette (*Bellis perennis* L., fig. 15B) mais alors, *déjà dans le bourgeon*, on ne peut tracer que 1 + 2 parastiques, et on décèle trois spirostiques.

La notation de Hallé se concilie pourtant facilement avec la notation classique. Au lieu de considérer les deux systèmes usuels de parastiques de contact (2 + 3 dans le cas de la phyllotaxie quinconciale), il utilise le nombre le plus élevé de ces parastiques (3) et celui des spirostiques qui se transforment en orthostiques plus ou moins nettes. C'est ainsi qu'on peut rendre compte de sa manière d'écrire qu'à une tige possédant 3 + 5 « parastiques » correspondent 5 orthostiques, alors qu'il en correspond classiquement 8.

Lorsque N. Hallé envisage un tassement de ses modèles, qui pourrait correspondre à un accroissement diamétral important de la tige non accompagné d'accroissement longitudinal, il voit sur son modèle à 8 & 13 « parastiques » apparaître 21 spirostiques, qui sont presque des orthostiques. Il arrive ainsi à la notation classique, dans laquelle, à la phyllotaxie 13/21 correspondent 21 orthostiques, et 8 + 13 parastiques de contact.

Il semble cependant que la phyllotaxie définitive de la tige soit toujours presque réalisée dans le bourgeon et ne soit modifiée que par son allongement plus ou moins marqué, qui peut faire apparaître des orthostiques à partir des spirostiques. Les formations caulinaires déprimées verticalement naissent de points végétatifs déjà déprimés sur lesquels les phyllomes apparaissent dans une position très voisine de leur position finale. La genèse d'orthostiques par tassement ne semble pas être un processus naturel.

En ce qui concerne le mode d'approximation de la valeur de l'angle limite de divergence, on remarquera que la méthode de Hallé revient à déterminer les valeurs des angles d'une série de Fibonacci, soit la principale 1/2, 1/3, 2/5, 3/8, 5/13, 8/21 ..., qui se rapprochent évidemment de plus en plus de la limite en question. Elle revient à remarquer ensuite que les angles successifs de la série prennent des valeurs qui sont alternativement plus grandes et plus petites que la limite. Comme enfin les différences entre deux angles consécutifs vont s'affaiblissant, la moyenne de leurs valeurs est de plus en plus proche de la limite lorsqu'on considère des couples d'angles consécutifs plus avant dans la série, et elle en est plus proche que ces angles eux-mêmes. Cette moyenne est alternativement elle aussi plus grande et plus faible que la limite lorsqu'on la forme entre couples consécutifs.

Il n'existe pas, semble-t-il, d'argument solide pour attribuer une réalité physiologique aux parastiques de contact, quoiqu'on ait gratifié certaines d'un rôle « génétique » dont à juste titre on privait la spirale unique. Ce sont plutôt les orthostiques des plantes à feuilles rectisériées, et probablement les spirostiques dont elles proviennent chez les plantes à feuilles curvisériées, qui reflètent le véritable travail morphogénétique de l'apex. Celui-ci consiste, même chez les Phanérogames, à empiler, pour constituer la tige et les feuilles, des cellules descendant des deux à quatre initiales apicales de chaque histogène. Ces initiales

peuvent être remplacées de temps en temps par certaines de leurs filles, ou par des filles des initiales des histogènes adjacents, mais leur fonctionnement est généralement stable durant de longues périodes. Il est révélé par l'étude des tiges chimères chez lesquelles une ou plusieurs initiales sont mutées, ainsi que par conséquent les secteurs de tiges qui en proviennent. Ces organes révèlent que les descendants de deux initiales adjacentes servent souvent à former une seule et même feuille, dans laquelle la limite entre tissus normaux et mutés demeure remarquablement tranchée. Les observations essentielles sur ce sujet, trop peu connues, sont celles de H. Dermen et de ses collaborateurs : elles ont été brièvement passées en revue dans un opuscule récent (Guédès, 1979). Les orthostiques des plantes à feuilles rectisériées, et probablement les spirostiques de celles à feuilles curvisériées, sont donc d'un intérêt morphogénétique considérable.

On peut signaler pour finir que les faits décrits par N. Hallé à propos des écailles doubles de pins s'inscrivent parmi toute une série de données classiques concernant les phyllomes doubles qui peuvent se présenter dans la région de transition entre zones de phyllotaxie différente d'une même tige (voir par exemple Loiseau, 1969 ; Bugnon, 1973-1974). L'apex peut former une feuille double lorsque, après en avoir formé deux dans un certain secteur, il se dispose à n'en former plus qu'une en cet endroit, ou lorsque, après en avoir formé une, il se prépare à en produire deux dans cette même région, c'est-à-dire lorsque la phyllotaxie devient plus dense ou plus lâche. Le plus souvent, le phyllome double correspond à deux phyllomes qui, dans la position phyllotaxique passée ou à venir, ne sont pas formés consécutivement par l'apex. Un cas particulier remarquable, et connu depuis fort longtemps, est l'union partielle des deux feuilles des verticilles dimères de tiges à phyllotaxie opposée-décussée, préludant au passage de celle-ci à la phyllotaxie alterne-distique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Arnal, C., 1962. — La notion de nœud. *Bull. Soc. bot. Fr.*, Mém. 1962 : 104-111.

Braun, A., 1831. — Vergleichende Untersuchungen über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen ... *Nova Acta phys.-med. Acad. Caesar. Leop. Carol, Nat. Cur.*, **15** : 199-401.

— 1835*a*. — Dr. Carl Schimper's Vorträge über die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses der Blattstellung ... *Flora*, **18** : 145-160, 161-176, 177-191.

— 1835*b*. — Nachträgliche Erläuterungen zu meinem Aufsatz ... über Dr. Schimper's Vorträge. *Flora*, **18** : 736-756.

Bravais, L., et A., 1837. — Essai sur la disposition des feuilles curvisériées. *Annls Sc. nat., Bot.*, 2e sér., **7** : 42-110.

— 1839. — Essai sur la disposition des feuilles rectisériées. *Annls Sc. nat., Bot.*, 2e sér., **12** : 5-41, 65-77.

Bugnon, F., 1973-1974. — Sur la diversité dans l'organisation des bourgeons axillaires des feuilles doubles ... *Bull. scient. Bourgogne*, **29** : 17-26.

Candolle, A. de, 1880. — La phytographie ... Paris.

Candolle, C. de, 1895. — Nouvelles considérations sur la phyllotaxie. *Archs Sci. phys. nat.*, Genève : 27 p., tab. 2.

Chodat, R., 1911. — Principes de Botanique, 2e éd. Genève.

Church, A. H., 1901. — On the relation of phyllotaxis to mechanical laws. London.

— 1920. — On the interpretation of phenomena of phyllotaxis. Oxford bot. Mem. 6, réimpr. New York, Hafner, 1968.

CORNER, E. J. H., 1949. — The durian theory, or the origin of the modern tree. *Ann. Bot., N. S.*, **13** : 367-414.

CUÉNOD, A., 1951. — Du rôle de la feuille dans l'édification de la tige. *Bull. Soc. Sci. nat. Tunis.*, **4** : 3-15.

— 1954. Les vraies spirales « foliaires » génératrices de la souche, de la tige et de la fleur. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **101** : 207-213.

CUSHMAN, J. A., et Y. OSAWA, 1930. — A monograph of the foraminiferal family Polymorphinidae recent and fossil. *Proc. nat. Mus. Smithsonian Inst.*, **77** : 1-185.

DUTROCHET, H. J., 1843. — Des mouvements révolutifs spontanés. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **17** : 989.

EMBERGER, L., 1960. — Les végétaux vasculaires, 1. *In* : M. CHADEFAUD et L. EMBERGER, Traité de botanique systématique. 3 vol. Paris.

FUJITA, T., 1937, 1939. — Cités d'après R. SNOW, 1955.

— 1964. — Phyllotaxis in Cuscuta. *Bot. Mag.*, Tokyo, **77** : 73-76.

GUÉDÈS, M., 1979. — Morphology of seed plants. Vaduz. *Sous presse.*

HALLÉ, F., et R. A. A. OLDEMAN, 1970. — Essai sur l'architecture et la croissance des arbres tropicaux. Paris.

HALLÉ, F., R. A. A. OLDEMAN et P. B. TOMLINSON, 1978. — Tropical trees and forests. An architectural analysis. Berlin.

HALLÉ, N., 1979*a*. — Sur une nouvelle méthode descriptive du réseau phyllotaxique des écussons du cône chez *Pinus* L. et son intérêt taxonomique. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D : 59-62.

— 1979*b*. — Analyse du réseau phyllotaxique des écussons du cône chez *Pinus*. *Adansonia*, sér. 2, **18** (4) : 393-408.

HIRMER, M., 1931, 1934. — Cités d'après R. SNOW, 1955.

LEIGH, E. G., 1972. — The golden section and spiral leaf-arrangement. *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.*, **44** : 169-176.

LINDLEY, J., 1835. — An introduction to botany. 2e éd., London.

LOISEAU, J.-E., 1969. — La phyllotaxie. Paris.

PLANTEFOL, L., 1947. — La théorie des hélices foliaires multiples. Paris.

RICHARD, A., 1852. — Précis de botanique et de physiologie végétale ... 1re partie. Paris.

SCHIMPER, C. F., 1830. — Beschreibung des *Symphytum zeyheri* ... *Mag. Pharm.*, 28. Rés. français *in* : *Bull. Sc.*, **21** : 442-445 (1830).

SCHLUMBERGER, C., 1886. — Note sur le genre *Adelosina*. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **11** : 91-104.

— 1893. — Monographie des Miliolidées du golfe de Marseille. *Mém. Soc. zool. Fr.*, **6** : 199-222.

— 1905. — Deuxième note sur les Miliolidées Trématophorées. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 4e sér., **5** (2) : 115-134.

SNOW, R., 1955. — Problems of phyllotaxis and leaf determination. *Endeavour*, **14** : 190-199.

STONE, B. C., 1976. — The Pandanaceae of the New Hebrides. *Kew Bull.*, **31** : 47-70.

VAN TIEGHEM, P., 1884. — Traité de Botanique. Paris.

— 1918. — Éléments de botanique, 5e éd. rev. et corr. par J. COSTANTIN. Paris.

Manuscrit déposé le 8 février 1979.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **1**, 1979,
section B, nº 2 : 97-105.

Ultrastructure de la paroi de quatre espèces de *Pediastrum* Meyen (Chlorococcales, Hydrodictyaceae)

par Alain Couté et Guillermo Tell *

Résumé. — Les ornementations pariétales de deux espèces de *Pediastrum* récemment décrites sont étudiées ici à l'aide du M.E.B. et comparées à celles de *P. simplex* et de *P. duplex*. Les résultats obtenus fournissent de nouveaux caractères qui permettent d'affiner la définition des espèces. En utilisant les critères systématiques du genre *Pediastrum* et ceux fournis par le M.E.B., les auteurs ont tenté de préciser les relations phylogéniques éventuelles entre les quatre espèces considérées.

Abstract. — The wall ornamentation of two species of *Pediastrum* recently described are studied here by means of the S.E.M. and compared to the one of *Pediastrum simplex* and *P. duplex*. The results supply new characters allowing to improve the definition of the species. The classic systematic criterions for *Pediastrum* and those given by the S.E.M. have been employed by the authors in order to attempt an evaluation of the eventual philogenic relationship of the four species.

Pediastrum argentinensis Bourrel. et Tell, et *Pediastrum marvillensis* Théréz. et Couté sont deux espèces qui ont été décrites récemment d'une part d'Argentine, d'autre part des îles Kerguelen. La microscopie photonique a montré que l'ornementation pariétale des cellules des cénobes était bien caractéristique et nettement différente d'une espèce à l'autre.

Ce travail a eu pour objet de préciser, à l'aide du M.E.B. (microscope électronique à balayage), les ultrastructures respectives de ces parois et de les comparer à celles de deux espèces déjà connues. *Pediastrum simplex* Meyen et *P. duplex* Meyen ont été choisies comme éléments de comparaison, soit en raison de l'organisation de leurs cénobes, soit à cause de leur type d'ornementation pariétale.

Pediastrum argentinensis Bourrel. et Tell, 1979

Revue Algol., N.S., **14** (1) : 43, fig. 15.
(Pl I, 1-6)

Cette espèce a été récemment décrite de l'étang Trim situé dans la province de Corrientes en Argentine. Nous l'avons trouvée également dans d'autres étangs de la même région, mais en quantité moindre.

* A. Couté : *Laboratoire de Cryptogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 12, rue de Buffon, 75005 Paris. L.A. nº 257 (CNRS).*

G. Tell : *Département des Sciences Biologiques, Faculté des Sciences Exactes et Naturelles, Université de Buenos Aires.*

Ce travail a été réalisé grâce à une bourse accordée par le Conseil National de la Recherche Scientifique et Technique (CONICET) de la République Argentine.

Elle se caractérise par des cénobes plats, clathrés, avec des cellules marginales à deux cornes chacune (pl. I, 1). Des méats sont visibles au niveau des cloisons latérales séparant les cellules marginales les unes des autres Ces méats sont formés par l'accolement, deux à deux, des cornes contiguës des cellules voisines dans leur partie apicale (pl. I, 2, 3 et 5). Dans la description originale en microscopie photonique, la paroi a été signalée comme étant légèrement et irrégulièrement réticulée.

L'utilisation du M.E.B. a permis de confirmer les observations de la microscopie photonique. En effet, l'ornementation de la paroi (pl. I, 2, 4) apparaît constituée par un réseau qui couvre la totalité de la cellule. Ce réseau est formé par la jonction de crêtes d'épaisseur irrégulière. Toutefois, contrairement aux conclusions de la microscopie photonique, la distribution du réseau apparaît régulière. Dans toutes les cellules, elle semble suivre des lignes directrices respectivement parallèles aux marges cellulaires.

Grâce au M.E.B., il a été possible de noter l'existence de pores sur la paroi cellulaire. Les uns sont localisés à l'apex (pl. I, 2, 6) des cornes des cellules marginales. Les autres se présentent à proximité de chaque cloison séparant deux cellules (pl. I, 4 et 5). L'orifice des pores, d'un diamètre d'environ 0,4 à 0,6 μm, montre un net bourrelet (diamètre avec bourrelet environ 1 μm).

Pediastrum duplex Meyen, 1829
Nova Acta Phys. Med. Acad. Caesar. Leop. Carol., **14** : 772.
(Pl. III, 2-8)

Les cénobes de cette espèce sont plats, clathrés et leurs cellules marginales ont chacune deux cornes libres. En microscopie photonique, l'ornementation de la paroi cellulaire ressemble à un réseau dont la densité est variable selon les individus considérés.

Les exemplaires étudiés ici proviennent du lac de Grand Lieu en France. Au M.E.B., les cellules montrent sur toute leur surface une ornementation pariétale réticulée faite de crêtes plus ou moins marquées. Ces dernières semblent disposées parallèlement aux marges cellulaires (pl. III, 3, 4, 7 et 8) et ont tendance à s'anastomoser les unes les autres.

Le M.E.B. a permis d'observer deux types de pores. Les premiers, déjà connus en microscopie photonique, sont localisés à l'extrémité des cornes (pl. III, 4, 7 et 8). Leur diamètre est de 2 μm. Les seconds, jamais signalés, se présentent au voisinage des cloisons (pl. III, 5 et 6). Leur orifice, d'un diamètre moyen de 0,8 μm, est renforcé par un bourrelet.

Pediastrum marvillensis Théréz. et Couté, 1977
C.N.F.R.A., **43** : 49-50, fig. 12.
(Pl. II, 4-8 ; pl. III, 1)

Cette espèce a été récemment décrite du lac Marville de l'archipel de Kerguelen. Elle est caractérisée par ses cénobes presque hémisphériques et non clathrés (pl. II, 4). De plus, les cellules marginales possèdent deux cornes courtes coalescentes. En microscopie photonique, la paroi présente une ornementation à gros granules. Au M.E.B., la cellule montre une ornementation pariétale faite de volumineux granules presque sphériques de 0,5 à 1,2 μm de diamètre (pl. II, 5-8) Leur distribution très serrée, sans ordre apparent, est

identique sur les faces interne (côté concave du cénobe) (pl. II, 7) et externe (côté convexe du cénobe) (pl. II, 5) des cellules. Parfois, on constate que plusieurs granules sont soudés entre eux, engendrant des formes bulbeuses (pl. II, 7).

Le M.E.B. a également permis de voir que les cornes contiguës de deux cellules marginales voisines ne sont pas coalescentes mais simplement croisées (pl. II, 5). A leur apex, on note aussi la présence d'un pore bordé par un épais bourrelet (pl. III, 1). Son diamètre moyen, sans le bourrelet, est d'environ 0,3 µm.

Pediastrum simplex Meyen, 1829

Nova Acta Phys. Med. Acad. Caesar. Leop. Carol., **14** : 772, t. 43 : 1-5.

(Pl. I, 7-8 ; pl. II, 1-3)

Cette espèce bien connue est le *Pediastrum clathratum* (Schröt.) Lemm., qui a reçu également plusieurs autres appellations de différents auteurs. Ses cénobes sont plats et clathrés (pl. I, 7 et 8). Les cellules marginales présentent une seule corne (pl. I, 8). En microscopie photonique, la paroi cellulaire a toujours été décrite finement et densément granulée. De plus, des pores et des structures en cheminée ont parfois été signalés. C'est le cas pour les échantillons observés ici qui proviennent du bassin du Moyen Niger (signalés comme *P. clathratum* (Schröt.) Lemm. (Couté et Rousselin, 1975, *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, n° 277, Bot. 21 : 89, pl. II, 7).

Au M.E.B., la paroi cellulaire apparaît (pl. II, 1-3) uniformément ornée de multiples granules très serrés. Ces granules d'environ 0,2 à 0,4 µm (pl. II, 1-3) de diamètre, ont une distribution qui semble irrégulière. Le cénobe montre deux types de pores. Les uns, localisés à l'extrémité des cornes (pl. I, 8) des cellules marginales, ont un diamètre moyen de 0,3 µm. Leur organisation est simple et ne présente pas de différenciation spéciale de la paroi. Les autres sont situés au niveau des cloisons entre les cellules internes (pl. I, 7 ; pl. II, 1-3), comme chez *P. argentinensis*. Contrairement à cette dernière espèce, la paroi cellulaire est, ici, différenciée en un petit tube cylindrique d'environ 1 µm de hauteur (pl. II, 1 et 2), analogue à une cheminée. La surface du tube est lisse. Son orifice est orné d'un bourrelet bien marqué (diamètre avec bourrelet : 1 à 1,2 µm).

Dans notre tentative d'évaluer les affinités éventuelles entre certaines espèces du genre *Pediastrum*, il faut distinguer deux types fondamentaux de caractères. Les uns, fournis par la microscopie photonique, sont généralement bien connus : forme du cénobe, forme des cellules, présence ou absence de méats, nombre, forme, dimensions et position relative des cornes, etc. Les autres, difficiles ou même impossibles à définir en microscopie photonique (Lefèvre, M., et P. Bourrelly, 1939, *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **208** : 368), regroupent surtout la structure de l'ornementation pariétale et la présence, la position et la dimension des pores et de leurs annexes structurales. Ils sont donnés essentiellement par le M.E.B.

Ces deux ensembles de caractères ont été pris en considération dans ce travail et regroupés dans le tableau suivant.

	Microscopie photonique		Microscopie électronique à balayage		
	Cénobes	Cellules marginales	Ornementation	Pores	
				cell. margin.	cell. internes
P. argentinensis	plat, clathré	2 cornes soudées	réseau	+, bourrelet	+, bourrelet
P. duplex	plat, clathré	2 cornes libres	réseau	+	+, bourrelet
P. marvillensis	hémisphérique entier	2 cornes croisées	gros granules	+, bourrelet	—
P. simplex	plat, clathré	1 corne libre	petits granules	+	+, cheminée

+ : présence ; — : absence.

Il ressort du tableau que :

— *P. argentinensis*, *P. duplex* et *P. simplex*, de par la forme générale de leurs cénobes, la présence et la position des pores dans les cellules internes, sont liés par des rapports étroits. Pour les mêmes raisons, ils diffèrent beaucoup de *P. marvillensis* ;

— *P. argentinensis* et *P. duplex* sont les espèces les plus proches parmi les quatre étudiées ;

— *P. simplex* diffère essentiellement de *P. argentinensis* et *P. duplex* par la corne unique de ses cellules marginales, son ornementation pariétale granuleuse et la différenciation en cheminée des pores de ses cellules internes ;

— *P. simplex* et *P. marvillensis*, de par leur type d'ornementation de la paroi, présentent une analogie qui tend à les relier ;

— *P. argentinensis* montre une certaine affinité avec *P. marvillensis* par les cellules marginales munies de deux cornes en relation étroite avec celles des cellules voisines.

La connaissance de l'ultrastructure de l'ornementation de la paroi et de ses formations annexes permet, comme on vient de le voir, d'augmenter le nombre de caractères facilitant la distinction des espèces et, en même temps, de préciser leurs relations phylogéniques éventuelles. Par conséquent, il serait très souhaitable d'entreprendre l'étude au M.E.B. de la paroi cellulaire des autres espèces de *Pediastrum* afin d'étudier les lignes évolutives de l'ensemble des espèces au sein du genre.

Manuscrit déposé le 16 janvier 1979.

PLANCHE I

1-6 : *Pediastrum argentinensis* Bourrel. et Tell.

1, vue d'ensemble d'un cénobe ; 2 et 6, détail d'une cellule marginale ; 3 et 5, détail d'une portion d'un cénobe ; 4, détail d'une cellule interne d'un cénobe.

7-8 : *Pediastrum simplex* Meyen.

7, détail d'une portion d'un cénobe ; 8, détail d'une cellule marginale avec sa corne ouverte à l'apex par un pore. (*Échelle en μm.*)

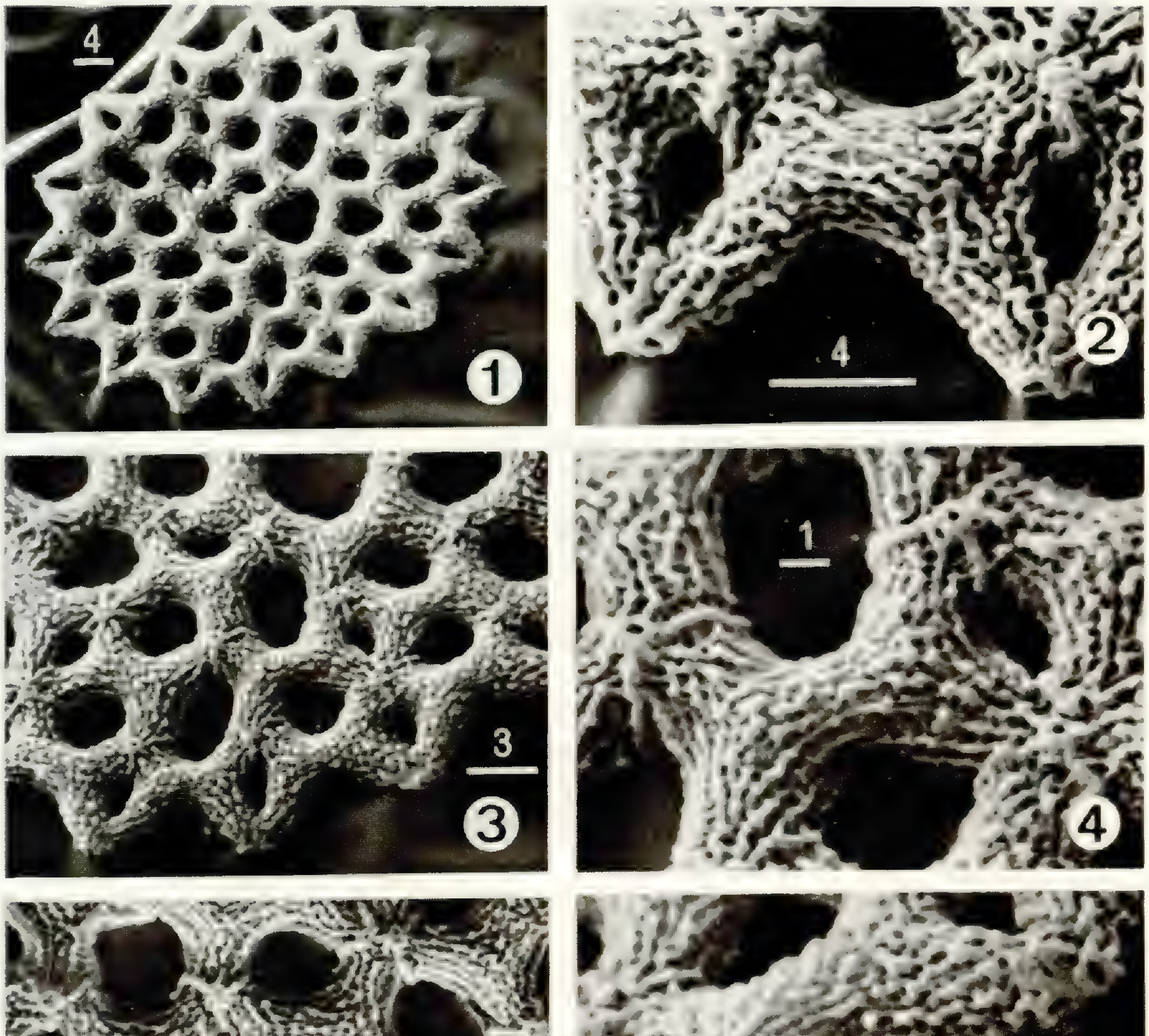


PLANCHE I

PLANCHE II

1-3 : *Pediastrum simplex* Meyen. Détails de cellules internes d'un cénobe.

4-8 : *Pediastrum marvillensis* Théréz. et Couté.

4, vue de profil d'un cénobe ;
5, détail de deux cellules marginales (côté externe d'un cénobe) ;
6 et 8, détails des cellules du sommet d'un cénobe (côté externe) ;
7, détail d'une cellule marginale (côté interne d'un cénobe).
(Échelle en μm).

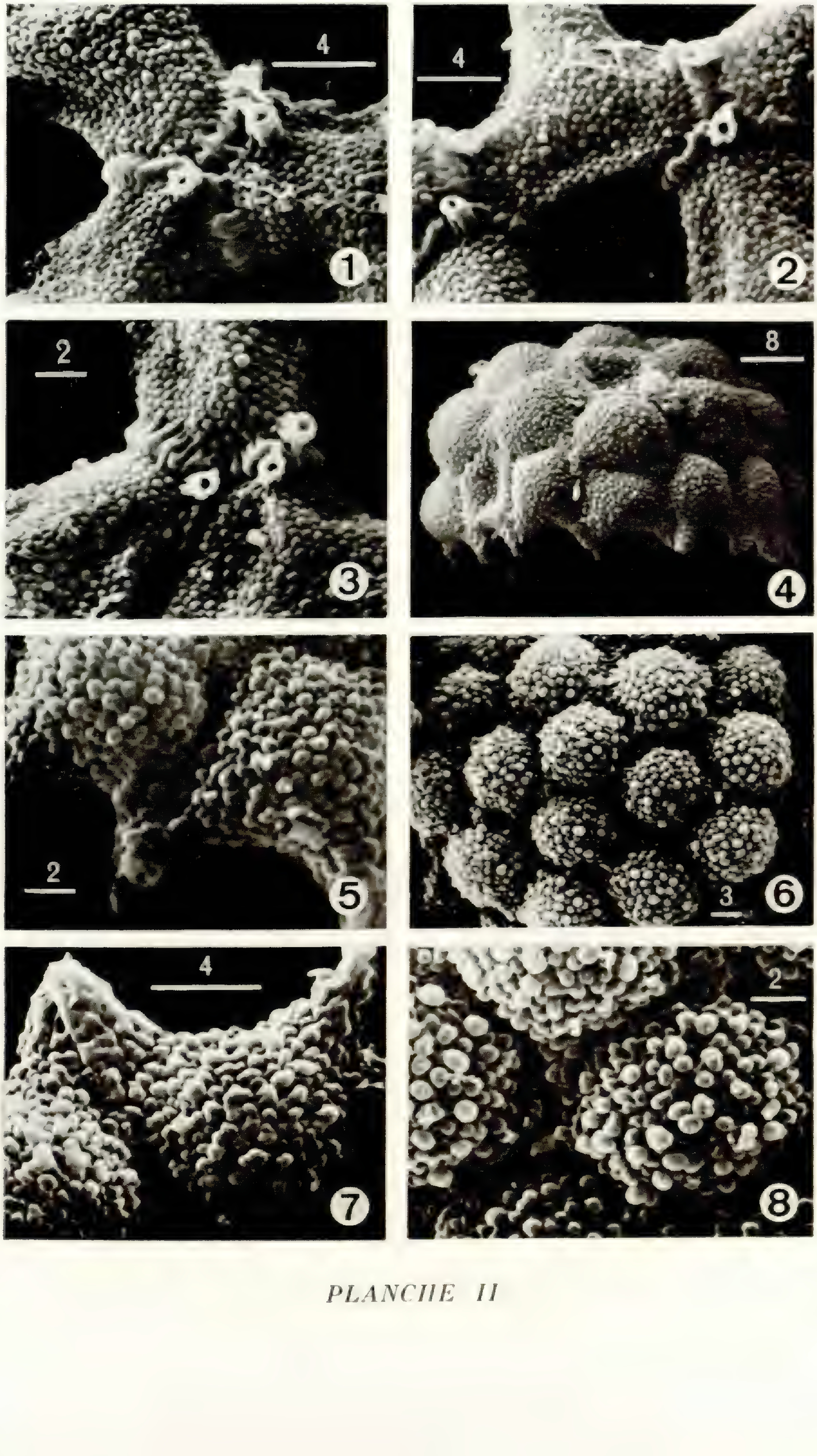


PLANCHE II

PLANCHE III

1 : *Pediastrum marvillensis* Théréz. et Couté. Détail d'une cellule marginale avec ses deux cornes ouvertes à l'apex par un pore.

2-8 : *Pediastrum duplex* Meyen.

2, vue d'ensemble d'un cénobe ;
3 et 4, détails d'une portion marginale d'un cénobe ;
5 et 6, détails de cellules internes d'un cénobe ;
7 et 8, détails d'une cellule marginale avec ses deux cornes ouvertes à l'apex par un pore.
(Échelle en µm).

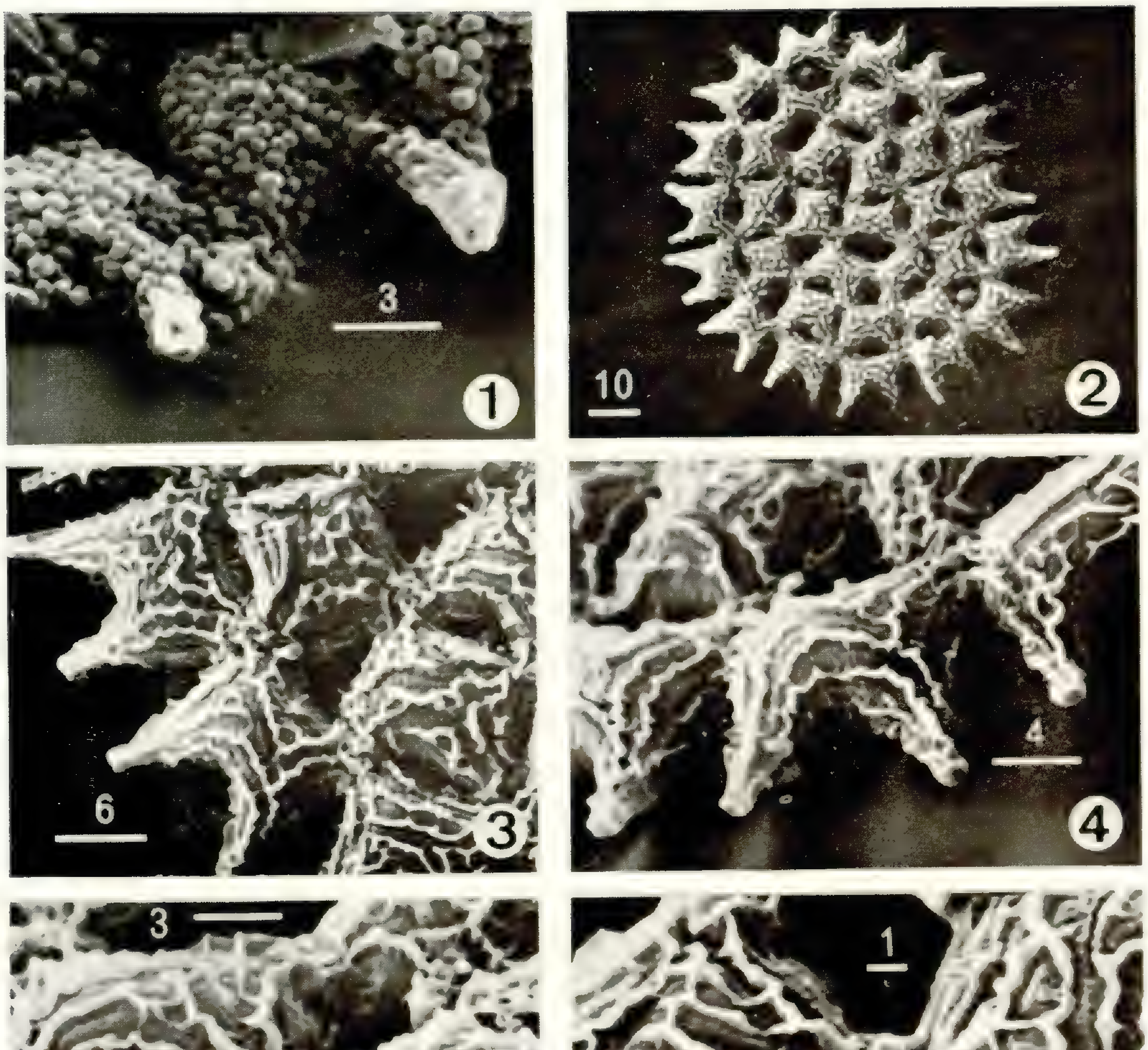


PLANCHE III

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **1**, 1979,
section B, nº 2 : 107-125.

Bryophytes exotiques (IV)
Les Mousses et les limites du domaine des océans Indien et Pacifique

par Pierre Tixier *

Abstract. — From the literature and his personal collections in southern India and Ceylon, the author gives his point of view on the biogeography of the Mosses in this region.

I. Historique

On peut distinguer trois périodes dans l'étude bryologique de la dition qui comprend l'Inde du Sud et Ceylan.

La première se place au début du xixe siècle avec, principalement, les récoltes de W. J. Hooker. La seconde se situe entre 1850 et 1900 ; les travaux sont alors dus à C. Mueller, W. Mitten et C. Montagne. La troisième correspond au premier tiers du xxe siècle au cours duquel H. N. Dixon, J. Cardot et R. Potier de la Varde ont étudié, souvent en collaboration, le matériel du sud de l'Inde. L'étude des Mousses de Ceylan a été faite par ces mêmes auteurs.

V. Schiffner (1894), M. Fleischer (1898) et T. Herzog (1905) ont circulé entre Java et Ceylan. Leurs récoltes et leurs travaux constituent un apport appréciable de la bryologie germanique pour cette région.

Des recherches plus récentes concernent le nord de l'Inde (H. C. Gangulee, 1967-1971).

Beaucoup de types anciens de Hooker et de Mitten ne portent pas d'indication précise de localité. Le matériel de C. Mueller a brûlé en 1943 à Berlin, mais un certain nombre d'herbiers dont celui de Paris (PC) possèdent une partie des isotypes de C. Mueller. Sauf H. N. Dixon, la plupart des auteurs qui ont étudié cette dition n'ont pas connu les bryoflores indo-malaises. Par suite, une série d'espèces considérées comme endémiques doit être mise en synonymie.

H. C. Gangulee signale, pour les Nilghiris, les collecteurs suivants : Schmid, Foulkes, Mc Ivor, Gardner, Thomson ; pour la région de Madras, Wight ; pour Ceylan, Gardner, Thwaites, Walker, Maxwell, Fisher et Binstead. Rappelons les importantes récoltes de Perrottet sur les Nilghiris. C. Montagne a dédié à ce collecteur un certain nombre d'espèces. Signalons les récoltes quasi exhaustives des pères missionnaires du collège de Shambanagur, situé à l'entrée de Kodaikanal, la métropole des Palni Hills. Les plus connus de ces missionnaires ont été les R.P.G. André et G. Foreau à qui H. N. Dixon et R. Potier de la Varde ont dédié le genre *Foreauella*.

* *Laboratoire de Cryptogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 12 rue de Buffon, 75005 Paris*

II. Physiographie et écologie

En consultant les herbiers, on se rend compte du faible nombre de localités caractérisées par la richesse de leur bryoflore. Rappelons que les Mousses deviennent, sous les tropiques, des végétaux fréquents entre 500 et 2 000 m. Les altitudes, dans la dition, ne permettent pas de distinguer un étage supérieur ; pour grandioses et désolées que soient les prairies entourant le col séparant le Kérala du Tamil Nadu, sur les Palni Hills, à 2 400 m, les récoltes que nous y avons effectuées ne diffèrent pas de celles faites plus bas, à Kodaikanal.

Nous renvoyons à l'important travail de P. Legris (1963) pour les détails tectoniques et géologiques.

Le relief de la côte ouest de l'Inde forme généralement des plateaux se terminant en falaise sur la mer. On peut distinguer : la région des Ghates occidentales avec Mahabaleshwar et ses plateaux de basalte, au sud de Bombay, culminant vers 1 400 m ; les Nilghiri ou Montagnes Bleues atteignant 2 000 m ; les Palni Hills ou Pulney Hills de même altitude ; les hauteurs du Travancore, encore mal connues au point de vue botanique et s'élevant à 1 000 m ; à Ceylan, le massif de la Central Province formant un plateau à parois abruptes à 2 000 m d'altitude moyenne.

Cette unité physiographique (altitude comparable, îlots de végétation montagnarde éloignés sans être isolés) correspond à ce que l'on rencontre en Indochine pour l'Himalayan Track de C. G. G. J. Van Steenis. Cet Himalayan Track va du Népal à l'Indonésie (et pour la bryologie jusqu'à la Nouvelle Zélande). Malgré des interruptions, les « inselbergs », plus ou moins étendus, ont permis la distribution d'un certain nombre d'espèces d'Orchidées, du Sikkim au Massif Sud Annamitique et même jusqu'à Java.

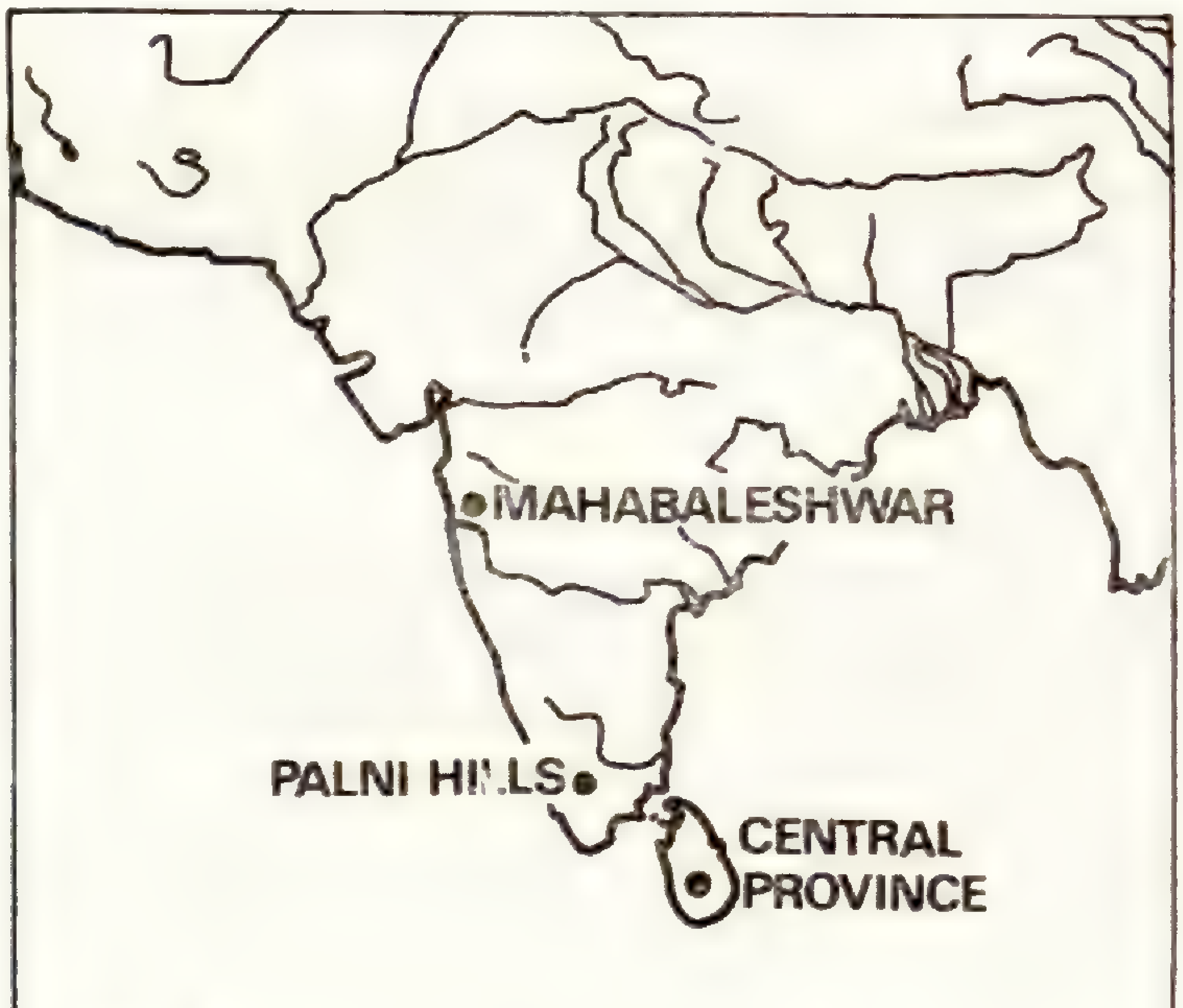


Fig. 1

Les ditions étudiées

Le seul gradient écologique qui intervient tout le long de cette façade correspond aux différences de pluviométrie entre les 6° et 10° de latitude Nord. Voici quelques données chiffrées empruntées à F. Blasco.

	Latitude	Altitude (m)	Pluviométrie (mm/an)	Température moyenne (°C)
Nuwara Eliya	6° 59′	1 880	2 060	15,5
Horton Plains	6° 50′	2 150	2 389	16,3
Kodaikanal	10 14	2 326	1 689	13,9
Mahabaleshwar	17 56	1 382	6 207	19,6

Il existe cinq mois secs à Mahabaleshwar (*fide* H. Gaussen) et aucun à Ceylan et aux Palni Hills. La pluviométrie en valeur absolue n'a donc pas beaucoup d'intérêt. La station recevant la plus forte tranche de pluie possède aussi la plus forte saison sèche.

L'importance des différences pluviométriques entre Ceylan et les Palni Hills demeure difficilement appréciable pour l'écologie des Bryophytes.

III. Localités et stations visitées

A Ceylan

1. *Nuwara Eliya* et *Mont Pedrutallagalla* (19-20 juillet 1973). Nos récoltes, à Nuwara Eliya, ont été effectuées dans les jardins, sur les arbres d'avenue et les talus, stations classiques des villégiatures des montagnes tropicales. La végétation du Mont Pedru comprend une forêt secondaire avec fourrés de bambou occupant le sol, et, dépassant de la strate arbustive secondaire, quelques grands arbres à houppier en boule.

2. *Horton Plains* (21-22 juillet 1973). Nous avons décrit ailleurs (1974) la végétation des Horton Plains, plateau d'altitude moyenne de 2 100 m, où la forêt occupe les parties hautes et la prairie humide à herbe dure (la patana) les parties basses. La forêt de crête haute de cinq mètres domine un sous-bois dense de bambous. La plupart de nos échantillons proviennent de l'intérieur de la forêt dense, les autres des bordures, des talus et de certaines parties nues de la patana. Notons l'intérêt des troncs de Conifères des jardins de la Farr Inn comme support des Mousses.

3. *Jardin botanique de Peradeniya.* Cette station demeure classique pour certaines espèces comme *Erpodium biseriatum*, mousse rare à vaste distribution. Malgré son altitude (500 m), le jardin de Peradeniya a une flore à peine aussi abondante que celle du jardin botanique de Singapour.

Aux Palni Hills

Les Palni Hills constituent un plateau culminant à 2 600 m et à 10° de latitude Nord, plus proche de la côte du Malabar que de celle du Carnatic. Nous distinguerons : les stations de forêt dense et les stations où la végétation demeure plus ouverte (forêts claires et jardins).

1. *Tiger Shola* (1er août 1973). F. Legris (1961) et F. Blasco (1971) définissent les « sholas » comme des forêts de thalweg s'étendant entre deux crêtes plus ou moins dénudées du fait du climat ou de l'homme. Cette disposition ne diffère pas outre mesure de ce que nous savons de la répartition forêt dense-forêt claire dans les régions orogènes du Sud Indochinois et de Madagascar.

En bordure des plateaux, le fond des sholas est occupé par des torrents qui évacuent les eaux de pluie. La Tiger Shola longe la route d'accès à Kodaikanal à une altitude de 1 650-1 700 m. G. Foreau a pratiqué une étude bryologique poussée de cette station où la forêt dense se transforme en forêt claire à *Rhododendron nilghiricum* et fourrés de Fougères vers le haut de la pente.

2. *Gundar Shola* (2 août 1973). Située sur le plateau, vers 2 000 m, elle a été choisie pour les relevés bioclimatiques effectués par l'Institut français de Pondichéry. Elle présente les mêmes formations végétales que la Tiger Shola mais les pentes sont moins abruptes.

3. *Bombay Shola* (5 août 1973). Nous y trouvons une formation pauvre et dégradée, traversée par plusieurs routes à l'intérieur du périmètre de Kodaikanal.

4. *Top Station* (3 août 1973). C'est une agglomération située vers 2 000 m sur le versant du Kerala. Nous avons visité une forêt de pente, continue, en partie défrichée pour l'établissement des jardins de thé. Placée en pleine forêt sous le vent de la mousson, cette localité reçoit une pluviométrie plus abondante que le plateau.

5. *Pilar Rocks* (3 août 1973). Cette station de forêt claire à *Rhododendron*, vers 2 000 m, dégradée, est plus claire et plus ventée que les forêts de shola.

6. *Kodaikanal*, jardins de l'hôtel Carlton (1 août 1973). Ces jardins ressemblent, par leurs plantations de Conifères, à tous ceux des stations d'altitude installées par les Britanniques en zone tropicale.

A Mahabaleshwar (7-8 février 1974)

En haut du plateau existe une forêt de crête à allure xérophytique, à sous-bois rare. Sur les bords orientaux, la partie la plus sèche du plateau, cette forêt se transforme en fourré à *Euphorbia antiquorum*. Ce faciès est dû à la fois aux sols squelettiques (sur basalte) et à la forte saison sèche. La biomasse bryophytique demeure importante et, curieusement, peut rapprocher cette station de celles du Bokor au Cambodge et de Kedah Peak en Malaisie, à certains points de vue.

IV. Liste des espèces récoltées

Nous utiliserons les abréviations suivantes : Pe = Peradeniya ; N.E = Nuwara Eliya et Mont Pedru ; H.P = Horton Plains ; T.S = Tiger Shola ; G.S = Gundar Shola ; B.S = Bombay Shola ; T.St = Top Station ; P.R = Pilar Rock ; K.K = Kodaikanal ; Ma = Mahabaleshwar.

Fissidens excedens Broth. — P.R. — Endémique.

Fissidens mitteni Par. — N.E, Pe. — Ceylan, Sumatra, Java, Célèbes, Bornéo, Vietnam, Hong Kong, Batan, Luçon.

Fissidens nobilis Griff. — H.P. — Indes, Ceylan, Indochine, Chine, Japon, Malésia, Nouvelle Guinée, îles d'Entrecasteaux, Fidji.

Fissidens schmidii C. Muell. — G.S, K.K, Pe. — Nilghiris, Ceylan, Cambodge, Java, Philippines.

Fissidens sylvaticus Griff. — Ma, Pe. — Du golfe de Guinée à la Nouvelle Calédonie.

Fissidens zollingeri Mont. — H.P. — Ceylan, Hong Kong, Indochine, Malésia, Nouvelle Guinée, Nouvelle Calédonie, Nouvelle Zélande.

Dicranella coarctata (C. Muell.) Bosch & Lac. — Pe. — Ceylan, Java, Pégou, Australie occidentale.

Campylopodium khasianum (Griff.) Par. — Talus aux Palni Hills. Inde et Ceylan.

Campylopus caudatus (C. Muell.) Mont. — T.S, H.P. — Himalaya, Ceylan, Sumatra, Java, Bornéo, Moluques.

Campylopus goughii (Mitt.) Jaeg. — Ma. — Himalaya, Palni Hills.

Campylopus introflexus (Hedw.) Mont. — Talus des Palni Hills. — Cosmopolite.

Campylopus umbellatus (W. Arn.) Bart. — T.S, B.S, Pr, N.E, H.P. Asie du Sud-Est.

Campylopus zollingerianus (C. Muell.) Doz. & Molk. — N.E. — Ceylan, Java, Sumatra.

Dicranodontium uncinatum (Harv.) Jaeg. — N.E. — Indes, Ceylan, Indochine, Luçon, Moluques.

Dicranoloma assimile (Hpe) Par. — H.P. — Ceylan, Malésia, Nouvelle Guinée, îles d'Entrecasteaux.

Dicranoloma fragile (Hook.) Broth. — T.S. — Himalaya, Vietnam, Luçon.

Leucoloma molle (C. Muell.) Mitt. — Pe, H.P. — De Ceylan aux îles du Pacifique, Hawaii et le Japon.

Leucobryum candidum (Brid.) Hook. f. & Wils. — T.S. — De l'Himalaya à la Nouvelle Zélande.

Leucobryum bowringii Mitt. — T.S, G.S. — De l'Inde à Formose et à la Nouvelle Calédonie.

Octoblepharum albidum Hedw. — Pe. — Pantropical.

Syrrhopodon albidus Thw. & Mitt. — N.E. — Ceylan, Malaisie, Cambodge.

Calymperes dozyanum Mitt. (apud Bescherelle). — Pe. — Ceylan, Indochine, Malésia occidentale.

Calymperes serratum A. Br. — H.P. — Du sud de l'Inde au Japon, aux Fidji, Carolines et Nouvelle Calédonie.

Pseudosymblepharis angustata (Mitt.) Chen. — H.P. — Ceylan, Inde, Indochine, Malésia, Nouvelle Guinée.

Pseudosymblepharis duriuscula (Wils.) Chen. — Ma, N.E. — Ceylan.

Pseudosymblepharis papillosula (Card. & Thér.) Broth. — G.S, T.S, T.St. — Ceylan, Chine, Vietnam, Japon.

Pseudosymblepharis subduriuscula (C. Muell.) Chen. — B.S, H.P. — Chine, Philippines, Bornéo.

Hyophila involuta (Hook.) Jaeg. — Ma, T.St, P.R, K.K, N.E. — Cosmopolite.

Barbula denticulata Dix. & Varde. — Talus des Palni Hills. — Endémique.

Barbula fallax Hedw. — K.K. — Holarctique.

Barbula nigrescens Mitt. — Ma. — Kumaon, Sikkim, Bhotan, Chine, Amérique du Nord.

Hydrogonium comosum (Doz. & Molk.) Hilp. — T.S, G.S. — Chine, Philippines, Java, Amboine, Nouvelle Guinée.

Hydrogonium consanguineum (Thw. & Mitt.) Hilp. — Pe. — Ceylan, Vietnam, Thaïlande, Népal, Java, Philippines.

Hydrogonium inflexum (Duby) Chen. — H.P. — Java, Fidji.

Entosthodon wichurae (Broth.) Fleisch. — H.P. — Ceylan, Java.

Mielichhoferia cf. *japonica* Besch. — Ma. — Japon.

Brachymenium exile Doz. & Molk. — P.R, N.E. — Ceylan, Java, Sumatra, Hawaii.

Brachymenium nepalense Hook. — N.E, H.P. — Inde, Ceylan, Indochine, Japon, Malésia, Nouvelle Guinée, îles d'Entrecasteaux, Bismarck, Fidji.

Webera elongata (Hedw.) Schwaegr. — Talus des Palni Hills. — Cosmopolite.

Webera flexuosa (Hook.) Mitt. — Ma. — Inde, Ceylan, Java, Célèbes.

Webera scabridens (Mitt.) Jaeg. — Talus des Palni Hills. — Cosmopolite.

Anomobryum filiforme (Dicks.) Husn. — K.K. — Cosmopolite.

Anomobryum subnitidum Card. & Varde. — T.S, G.S. — Endémique.

Bryum argenteum Hedw. — G.S, K.K, N.E. — Cosmopolite.

Bryum cellulare Hook. — Ma, G.S, N.E. — Cosmopolite.

Bryum coronatum Schwaegr. — Pe. — Pantropical.

Bryum nitens Hook. — Talus des Palni Hills. — Kumaon, Ceylan, Java.

Bryum porphyroneuron C. Muell. — Talus des Palni Hills, B.S, N.E. — Asie et Océanie tropicales.

Rhodobryum giganteum (Hook.) Schimp. — T.S, N.E. — De l'Inde au Japon et aux îles Hawaii.

Rhodobryum madurense Dix. & P. Varde. — Ts, B.S, G.S, K.K. — Endémique.

Rhodobryum roseum (Weiss) Limp. — H.P. — Cosmopolite.

Orthomniopsis dilatata (Mitt.) Nog. — De l'Himalaya au Japon et à la Nouvelle Guinée.

Mnium serratum Schrad. — T.S. — Cosmopolite.

Plagiomnium maximoviczii (Lind.) Kop. — T.S, G.S, T.St, N.E, H.P. — Ceylan et Asie orientale.

Rhizogonium spiniforme (Hedw.) Brid. — T.S, G.S, T.St, N.E, H.P. — Cosmopolite.

Philonotis hastata (Duby) Wijk et Marg. — T.S. — Madagascar, Sud Indochinois, Malésia, Nouvelle Guinée, Hawaii, îles de la Société.

Philonotis heterophylla Mitt. — Talus des Palni Hills. — Ceylan, sud de l'Inde.

Philonotis longicaulis (Hpe.) Mitt. — Ma. — Sikkim, Himalaya, Java.

Philonotis mollis (Doz. & Molk.) Bosch & Lac. — Ma, N.E, H.P. — Sud de l'Inde, Indochine, Malésia occidentale.

Philonotis secunda (Doz. & Molk.) Bosch. & Lac. — T.S. — Java.

Erpodium biseriatum (Aust.) Aust. — Pe. — Pantropical.

Zygodon reinwardtii (Hsh.) A. Br. — K.K. — Ceylan, Java, Nouvelle Zélande.

Zygodon tetragonostomus R. Br. — P.R. — Inde du sud, Ceylan, Java, Lombok.

Macromitrium lingualatum Card. & Varde. — T.S, B.S, G.S. — Endémique.

Macromitrium minutum Mitt. — N.E, H.P. — Ceylan, Java.

Macromitrium ramentosum Thw. & Mitt. — H.P. — Endémique de Ceylan.

Macromitrium sulcatum (Hook.) Brid. — Ma, H.P. — De l'Inde à la Malésia occidentale.

Macromitrium sulcatum (Hook.) Brid. fo *ceylanicum* (Mitt.) Fleisch. — H.P. — Ceylan, Thaïlande.

Macromitrium sulcatum (Hook.) Brid. fo. *torulosum* (Mitt.) P. Tx. comb. nov. (= *M. torulosum* Mitt. Mus. Ind. Orient : 43, 1859) — N.E, H.P. — Endémique de Ceylan.

Groutiella goniorrhyncha (Doz. & Molk.) Wijk & Marg. — T.S, G.S, T.St, B.S, P.R, K.K N.E. — De l'Inde à la Nouvelle Guinée.

Schlotheimia grevilleana Mitt. — T.S, G.S, T.St, N.E, H.P. — Afrique, Mascareignes, Ceylan, Indochine, Malésia occidentale.

Racopilum schmidii (C. Muell.) Jaeg. — T.S, G.S, T.St, N.E. — Sud de l'Inde, Indochine.

Acrocryphaea concavifolia (Doz. & Molk.) Bosch & Lac. — T.S. — De l'Inde à la Nouvelle Guinée.

Diaphanodon procumbens (C. Muell.) Ren. & Card. — Ma. — Endémique de Mahabaleshwar.

Trachypus bicolor Hornsch. & Reinw. var. *bicolor*. — T.S, T.St. — De Ceylan aux îles du Pacifique.

Trachypus bicolor Hornsch. & Reinw. var. *hispidus* (C. Muell.) Card. — N.E, H.P. — Inde, Ceylan, Chine, Indochine, Tanganyika, Guinée, Brésil.

Trachypus humilis Lindl. var. *tenerrimus* (Herz.) Zant. — T.S, H.P. — Inde du Sud, Ceylan, Corée, Kiuschu, Japon.

Trachypodopsis serrulata (P. Beauv.) Fleisch. var. *crispatula* (Hook.) Zant. — Ma, H.P. — De l'Inde au Japon, au Pacifique et au Mexique.

Myurium rufescens (Reinw. & Hornsch.) Fleisch. — H.P. — Khasia Hills, Ceylan, Sud Indochinois, Malésia, Australie, Nouvelle Guinée, îles d'Entrecasteaux.

Pterobryopsis aurantia (C. Muell.) Fleisch. — N.E. — Endémique du Mont Pedru.

Pterobryopsis denudata Dix. & Varde. — G.S, B.S. — Endémique des Palni hills.

Pterobryopsis frondosa (Mitt.) Fleisch. — T.S, N.E. — Endémique de Ceylan et du sud de l'Inde.

Pterobryopsis madurensis Card. & Varde. — T.S. — Endémique des Palni Hills.

Pterobryopsis schmidii (C. Muell.) Fleisch. — P.R, T.St, H.P. — Endémique du sud de l'Inde et de Ceylan.

Pterobryopsis walkeri (Broth.) Broth. — Ma. — Endémique des Ghates occidentales.

Papillaria crocea (Hpe.) Jaeg. — T.S, G.S, B.S, T.St, P.R. — De l'Inde au Japon et à la Nouvelle Zélande.

Papillaria fuscescens (Hook.) Jaeg. — N.E, H.P. — Himalaya, Ceylan, Yunnan, Indochine, Malésia.

Meteorium buchanani (Brid.) Fleisch. — T.S, G.S, T.St, P.R. — Inde, Ceylan, Yunnan.

Aerobryopsis longissima (Doz. & Molk.) Fleisch. — T.S, G.S, B.S, T.St, P.R, N.E, H.P. — De l'Inde à la Nouvelle Calédonie et aux îles du Pacifique.

Aerobryidium filamentosum (Hook.) Fleisch. — N.E. — Ceylan, Indochine, Malésia occidentale.

Barbella bombycina (Ren. & Card.) Fleisch. — H.P. — Ceylan, Kurseong, Sikkim.

Barbella determesii (Ren. & Card.) Fleisch. — T.S, T.St. — Himalaya et sud de l'Inde.

Barbella enervis (Mitt.) Fleisch. — H.P. — Himalaya, Ceylan, Malésia, Nouvelle Guinée, Australie, Nouvelle Calédonie.

Barbella pendula (Sull.) Fleisch. — P.R. — Ceylan, Sumatra, Java, sud de l'Inde, Luçon, Chine, Indochine, Japon, Formose, États Unis du Sud.

Floribundaria floribunda (Doz. & Molk.) Fleisch. — P.R, H.P. — Pantropical.

Chrysocladium retrorsum (Mitt.) Fleisch. — N.E, H.P. — Ceylan, sud de l'Inde, Formose, Japon.

Meteoriopsis squarrosa (Hook.) Fleisch. — Ma, T.St, N.E, H.P. — Himalaya, Ceylan, Indochine, Malésia occidentale.

Calyptothecium oxyphyllum Dix. & Varde. — T.S. — Endémique des Palni Hills.

Calyptothecium wightii (Mitt.) Fleisch. — Pe. — Ceylan, Népal, Chittagong, Vietnam, Thaïlande, Luçon, Visayas, Amboine.

Homaliodendron exiguum (Lac.) Fleisch. — T.S. — De l'Inde à la Nouvelle Guinée, l'Australie, la Nouvelle Calédonie et Tahiti.

Homaliodendron flabellatum (Sm.) Fleisch. — T.S, G.S, B.S, T.St, N.E, H.P. — De l'Inde à l'Australie.

Homaliodelphus targonianus (Mitt.) Dix. & Varde. — T.S. — Sud de l'Inde, Indochine.

Pinnatella alopecuroides (Hook.) Fleisch. — Ma, T.S. — Du Népal à Java.

Daltonia angustifolia Doz. & Molk. — N.E. — Ceylan, Java, Bornéo, Luçon, Negros.

Daltonia contorta C. Muell. — H.P. — Ceylan, Java, Vietnam, Hawaii, Fidji, Nouvelle Guinée.

Distichophyllum cuspidatum Doz. & Molk. — H.P. — Ceylan, Sud Indochinois, Malésia, Nouvelle Guinée, îles Carolines, Nouvelle Calédonie, îles de la Société.

Chaetomitrium horridulum Doz. & Molk. — N.E. — Java.

Symphyodon perrottetii Mont. — Ma. — Nilghiri, Ceylan, Vietnam, Java, Célèbes, Céram.

Leucomium aneurodictyon (C. Muell.) Jaeg. — T.S, N.E. — Des Comores à l'Inde et à l'Australie (= *Vesicularia subpilicuspes* Card. & Varde, *Rev. Bryol.*, 50 : 79, 1923).

Lopidium struthiopteris (Schwaegr.) Fleisch. — B.S, T.St, K.K, H.P. — Mascareignes,

sud de l'Inde, Ceylan, Sud Indochinois, Malésia, Nouvelle Guinée, Nouvelle Calédonie.

Hypopterygium tenellum Mitt. — T.S, B.S, T.St, K.K., N.E, H.P. — De l'Inde à la Nouvelle Guinée.

Fabronia secunda Mont. — N.E. — Ceylan, Java, Vietnam, Philippines, Nouvelle Guinée.

Pelekium bifarium (Bosch & Lac.) Fleisch. — Pe. — Ceylan, Sumatra, Malaisie, Amboine, Luçon, Visayas.

Thuidium cymbifolium (Doz. & Molk.) Bosch & Lac. — N.E, H.P. — De Ceylan à la Malésia occidentale, Indochine, Formose, Japon, Chine, Nouvelle Guinée.

Thuidium glaucinum (Mitt.) Bosch & Lac. — B.S. — Inde, Ceylan, Indochine, Japon, Malésia, Nouvelle Guinée.

Thuidium meyenianum (Hpe.) Bosch & Lac. — T.S, G.S, T.St. — De l'Inde aux îles Salomon.

Palamocladium neilgheriense (Mont.) Broth. — T.S, B.S, T.St, P.R, K.K, N.E, H.P. — Sud de l'Inde et Java.

Brachythecium buchanani (Hook.) Jaeg. — T.St. — Ceylan, Vietnam, Java, Luçon.

Brachythecium nitidissimum Dix. & Varde. — B.S. — Endémique des Palni Hills.

Brachythecium plumosum (Hedw.) B.S. — N.E, H.P. — Cosmopolite.

Rhynchostegium vagans (Harv.) Jaeg. — T.S. — Himalaya, Java, Céram, Bornéo, Formose, Hawaii, Philippines.

Oxyrrhynchium ovatum Card. & Varde. — G.S, B.S. — Endémique des Palni Hills.

Oxyrrhynchium schleicherii (Hedw.) Roell. — T.S, G.S. — Europe et Afrique du Nord.

Erythrodontium julaceum (Hook.) Par. — Pe. — De Ceylan à la Nouvelle Guinée.

Trachyphyllum inflexum (Harv.) Gepp. — Pe. — De Ceylan à la Nouvelle Guinée.

Campylodontium flavescens (Hook.) Bosch & Lac. — Ma, G.S, B.S, K.K. — De l'Himalaya à l'Australie.

Stereophyllum lingulatum (C. Muell.) Jaeg. — Ma. — Laos, Luçon.

Clastobryella ceylonensis (Broth.) Broth. — N.E, H.P. — Asie du Sud-Est, sous différents noms.

Clastobryum cuculligerum (Lac.) P. Tx. — N.E, H.P. — De Ceylan à la Nouvelle Calédonie.

Meiothecium bogoriense Fleisch. — Pe. — Malaisie, Singapour, Java.

Meiothecium microcarpum (Harv.) Fleisch. — N.E. — Du Népal à la Nouvelle Guinée et à la Nouvelle Calédonie.

Warburgiella leptorrhynchoides (Mont.) Fleisch. — T.S, G.S, B.S, P.R, N.E. — Ceylan, Sumatra, Nilghiri.

Sematophyllum saproxylophilum (C. Muell.) Fleisch. — K.K. — Java, Philippines.

Sematophyllum subhumile (C. Muell.) Fleisch. — B.S, T.St, K.K, N.E, — Inde du Sud, Ceylan, Indochine, Malésia occidentale.

Acroporium hermaphroditum (C. Muell.) Fleisch. — B.S, T.St, K.K, N.E. — Inde du Sud, Ceylan, Indochine, Malésia occidentale.

Acroporium oxyporon (Doz. & Molk.) Fleisch. — N.E. — Ceylan, Java.

Acroporium rufum (Reinw. & Hornsch.) Fleisch. — N.E. — Sumatra, Java, Bornéo, Célèbes. Céram.

Glossadelphus anisopterus (Card. & Varde) Broth. — T.S. — Endémique des Palni Hills.

Glossadelphus isopterygoides (Dix.) Broth. — T.S. — Endémique des Palni Hills.

Glossadelphus vivicolor (Broth. & Dix.) Broth. — Ma. — Endémique de la côte ouest de l'Inde (Palni Hills et Mahabaleshwar).

Hypnum cupressiforme L. — P.R. — Cosmopolite.

Ectropothecium buitenzorgii (Bel.) Jaeg. — G.S, N.E. — De l'Inde et de Ceylan à l'Indochine, la Malésia, la Nouvelle Guinée et les îles d'Entrecasteaux.

Ectropothecium densum Dix. & Varde. — T.St. — Endémique des Palni Hills.

Isopterygium albescens (Schwaegr.) Jaeg. — De l'Inde au Japon et aux îles du Pacifique.

Isopterygium pohliaecarpum (Sull. & Lesq.) Jaeg. — H.P. — Asie du Sud-Est, Pacifique, Amérique du Nord.

Taxiphyllum taxirameum (Mitt.) Fleisch. — T.S, G.S, K.K, N.E, Pe. — Inde, Ceylan, Indochine, Malésia, Formose, Chine, Japon, Nouvelle Guinée.

Ctenidium lychnites (Mitt.) Broth. — T.S, G.S, B.S, T.St, N.E, H.P. — Nilghiri, Ceylan, Khasia, Malaisie.

Pogonatum junghuhnianum Doz. & Molk. — T.S, H.P. — Sikkim, sud de l'Inde, Ceylan, Indochine, Malésia occidentale.

Pogonatum microstomum (R. Br.) Brid. — B.S, K.K, N.E. — Inde, Ceylan, Chine occidentale, Luçon.

Pogonatum teysmanianum Doz. & Molk. — Ma. — Sud de l'Inde, Ceylan, Sumatra, Java, Amboine, Bornéo, Luçon.

V. Commentaires

Espèces endémiques

Sur 151 espèces citées, 22 (soit 15 %) sont endémiques de secteurs plus ou moins étendus de la dition. Ceci appelle quelques remarques : En 1966, d'après des listes non critiques des Mousses du Vietnam, nous trouvions 36 % d'endémiques. E.D. Merrill écrivait en 1947 que l'endémisme des Mousses aux Philippines avoisinait 32 %. En Nouvelle Calédonie, deux genres de Mousses sont endémiques (moins qu'aux Philippines). Quant à l'endémisme spécifique, une révision critique le réduit considérablement. Par exemple aucune des espèces de Clastobryioidées calédoniennes n'est endémique. La douzaine d'espèces de *Leucobryum* canaques peut se réduire à deux taxons, *L. candidum* (Brid.) Hook.f. et Wils. et *L. bowringii* Mitt., largement distribués.

Espèces nouvelles pour la dition

Nous ne donnons aucune espèce nouvelle pour la Science. Les bryoflores de Mahabaleshwar sont à la fois abondantes au point de vue biomasse et trop étudiées pour qu'on

y puisse découvrir beaucoup de nouveautés. Nous citerons 11 espèces nouvelles pour différentes stations :

Barbula fallax (Kodaikanal)
Mielichhoferia japonica (Mahabaleshwar)
Orthomniopsis dilatata (Horton Plains)
Mnium serratum (Tiger Shola)
Groutiella goniorrhyncha (Palni Hills)
Chaetomitrium horridulum (Horton Plains)
Leucomium aneurodictyon (Tiger Shola)
Oxyrrhynchium schleicheri (Tiger Shola)
Meiothecium bogoriense (Peradeniya)
Sematophyllum saproxylophilum (Pilar Rocks)
Acroporium rufum (Mont Pedru)

REMARQUES

1. Bien que nos échantillons d'*Orthomniopsis* ne soient pas fructifiés, l'appareil végétatif correspond bien à la description de l'espèce à vaste répartition holarctique et tropicale.

2. *Groutiella goniorrhyncha* n'est pas signalée dans les listes de G. FOREAU.

3. *Leucomium aneurodictyon*, espèce à vaste répartition, existe sous un autre nom dans les listes des Palni Hills.

4. *Meiothecium bogoriense* est l'une des plus petites Mousses de la région.

5. Le genre *Sematophyllum*, en Asie du Sud-Est, demanderait, comme la plupart des genres de Sematophyllacées, une sérieuse remise en ordre.

Valeur de l'échantillonnage

Ce travail s'oriente vers la biogéographie plutôt que vers la taxonomie. Nous avons laissé de côté les Hépatiques dont la biomasse et la richesse en espèces décroissent de Ceylan à Mahabaleshwar d'où elles sont pratiquement absentes.

La valeur de l'échantillonnage peut être mise en question. Que valent des récoltes rapides durant quelques jours au cours d'une seule saison, en regard des biocénoses et de la biogéographie ? Une première façon de répondre à la question est de comparer les récoltes aux listes existant dans la bibliographie. Nous donnerons comme exemple les chiffres des espèces récoltées dans la Tiger Shola ; nous en avons identifié 38 alors que 58 sont signalées dans les listes de G. FOREAU. De même, en une journée de récoltes au Mont Maquiling, à Luçon, nous avons récolté 36 espèces alors que 60 espèces sont signalées dans la flore de E. W. BARTRAM. Cette méthode reste valable seulement dans le cas de listes critiques.

On pourrait aussi comparer des récoltes répétées dans une même station. Notre première récolte au Mont Bokor, au Cambodge, en 1967, nous avait donné une quarantaine d'espèces, environ un tiers de ce que nous avons rapporté en dix-huit mois d'exploration du massif. En 1971, nous avons récolté en une demi-heure au Kedah Peak, en Malaisie, 25 espèces; en 1972, 51 espèces en trois jours : le nombre d'espèces récoltées a donc seulement doublé.

Nous pensons que nos récoltes demeurent comparables entre elles du point de vue de l'échantillonnage. Elles sont de faible volume et nous n'avons récolté la même espèce sous plus de cinq numéros que fort rarement, du fait que nous reconnaissons généralement la famille ou le genre dès la récolte sur le terrain.

Nombre d'espèces par localité

Du sud au nord nous avons récolté :

— *A Ceylan* : Nuwara Eliya et Mont Pedrutallagalla, 54 espèces et variétés ; Horton Plains, 50 ; Peradeniya, 15.

— *Aux Palni Hills* : Tiger Shola, 38 ; Gundar Shola, 30 ; Bombay Shola, 24 ; Top Station, 24 ; Pilar Rocks, 16 ; Kodaikanal, 20.

— *A Mahabaleshwar* : 22.

Ces chiffres appellent les remarques suivantes :

Il existe une certaine constance du nombre dans les différentes localités d'une même région. Le nombre des espèces récoltées dans des localités d'altitude est à peu près le même. Aux Palni Hills, dans les Sholas, nous avons trouvé une trentaine d'espèces en moyenne et dans les stations plus éclairées (Pilar Rocks et les jardins de Kodaikanal), une vingtaine d'espèces.

A partir de cette première constatation, on peut conclure que la richesse en espèces des bryocénoses diminue de moitié depuis Ceylan vers 6° de latitude Nord jusqu'à Mahabaleshwar à 17° de latitude Nord. Cette variation n'est pas seulement d'ordre écologique. En Indo-Malaisie, par exemple, les bryoflores de Luçon sont au moins aussi riches que celles de Mindanao. La longueur de la saison sèche peut jouer à Mahabaleshwar, mais elle ne joue pas pour les Palni Hills.

Si nous comparons notre répertoire des espèces récoltées à nos listes indochinoises ou indo-malaises nous pouvons faire les constatations suivantes :

— Il y a relativement moins de Calympéracées, puisque ces espèces sont de basse région plutôt que d'altitude.

— Les *Pseudosymblepharis* sont abondants mais cette richesse demeure trompeuse. Les espèces conservées par Pan Chieh CHEN sont probablement trop nombreuses.

— On rencontre plus de Bryales qu'en Indo-Malaisie.

— Parmi les Orthotrichacées, on peut signaler la présence du genre *Zygodon* rare en Indo-Malaisie.

— Les *Pterobryopsis* sont nombreux (6 espèces) et tous endémiques. En Malaisie, il n'existe que deux espèces.

— Les Météoriacées, assez abondantes, n'ont rien d'original.

— On ne rencontre pratiquement pas d'Hookériacées en Inde du Sud.

— Les Sematophyllacées demeurent relativement rares. Le genre le plus intéressant est *Glossadelphus*, avec trois espèces, toutes trois endémiques.

— Les deux Mousses les plus abondantes au point de vue de la biomasse en Inde du Sud et à Ceylan sont *Palamocladium nilgheriense* dans les stations éclairées et *Ctenidium lychnites* dans les stations ombragées.

VI. Biogéographie

Nous considérerons les régions suivantes :

Inde du Nord : Himalaya, Népal, Kumaon, Sikkim, Bhotan, Assam.

Indochine : Birmanie, Thaïlande, Cambodge, Laos, Vietnam.

Malésia occidentale : Andamans, Malaisie, Sumatra, Java, Bornéo, Philippines et archipels.

Malésia orientale : Célèbes, petites îles de la Sonde, Moluques (séparée de la première par le corridor sec de Van Steenis et par la ligne Wallace).

Mélanésie : Nouvelle Guinée et archipels, îles Salomon et Nouvelles Hébrides, Nouvelle Calédonie.

Asie orientale : Chine, Japon, Formose.

Domaine pacifique : Australie, Nouvelle Zélande, Tasmanie, Hawaii, Fidji, Samoa, îles de la Société.

Nous n'envisagerons pas les courants holarctiques ni les courants africains souvent confondus avec les distributions pantropicales. Nous n'avons pas une idée bien nette de la place qui revient à l'Australie dans le domaine des océans Indien et Pacifique. (Les connaissances sur l'Australie tropicale, le Queensland, demeurent légères au point de vue bryologique.)

T. Herzog (1926) a déjà signalé les influences faibles des bryoflores himalayennes sur celles de l'Inde du Sud et de Ceylan, et l'importance des apports indo-malais surtout pour Ceylan. Notre étude comporte deux volets : les rapports floristiques entre les stations indiennes et cinghalaises au niveau des Mousses, les affinités floristiques.

Rapports floristiques entre les différentes localités (tabl. I)

Nous utiliserons le coefficient de communauté floristique (C.C.F.) qui est le rapport du nombre d'espèces communes aux deux stations au nombre total d'espèces représentées. Du tableau I il ressort les constatations suivantes :

— Peradeniya et Mahabaleshwar éloignées des autres localités par l'écologie, l'une par l'altitude (500 m), l'autre par la latitude (17° lat. Nord) ont des C.C.F. faibles en regard de ceux des stations d'altitude du sud de l'Inde et de Ceylan.

— Les C.C.F. maximum apparaissent entre les stations d'altitude de la même région (Nuwara Eliya — Horton Plains : 24 ; stations des Palni : 21-32). Sur les Palni Hills, les coefficients les plus élevés se trouvent entre les stations de forêt dense (Tiger Shola, Bombay Shola, Gundar Shola, Top Station). Il existe sur les Palni Hills une similitude entre les stations de plateau (Bombay Shola — Gundar Shola : 31) et les stations de versant (Tiger Shola — Top Station : 32).

— Les relations entre les stations cinghalaises d'altitude et les stations des Palni n'apparaissent pas de façon évidente. Le coefficient le plus élevé est celui qui existe entre Top Station et Nuwara Eliya (18). Les stations cinghalaises ont plus d'affinités avec les

	Pe	NE	HP	TS	GS	BS	TS†	PR	KK
Ma	6	5	7	3	2	4	4	3	5
KK	6	17	6	14	16	27	13	24	
PR	0	8	1	12	18	21	21		
TS†	3	18	14	32	31	26			
BS	0	17	12	19	31				
GS	3	15	9	24					
TS	0	11	13						
HP	0	24							
NE	3								

TABLEAU I

C.C.F. entre les différentes ditions

stations de versant des Palni Hills (Top Station et Tiger Shola) qu'avec les stations de plateaux (Gundar Shola, Bombay Shola).

— Pilar Rocks et Kodaikanal, stations plus éclairées que les stations de forêt dense, ont par rapport à ces dernières, des C.C.F. inférieurs à ceux de ces stations entre elles.

Affinités biogéographiques

Le tableau II fait apparaître les conclusions suivantes :

— L'Indochine et la Malésia occidentale sont les régions avec lesquelles l'Inde et Ceylan ont le plus de parenté (même la localité de Mahabaleshwar au nord des Ghates occidentales).

— Le groupe Inde du Nord et domaine Pacifique occupe la troisième place en ce qui concerne les affinités floristiques.

— Les stations cinghalaises restent assez proches les unes des autres.

— On retrouve les mêmes relations aux Palni Hills, en ce qui concerne les stations de versants, Tiger Shola et Top Station, ce qui confirme les résultats signalés au paragraphe précédent. Mahabaleshwar, jusqu'à un certain point, se trouve dans la même situation. Bien que Kodaikanal ne soit pas une station naturelle et que la Bombay Shola demeure assez dégradée, les stations de plateaux aux Palni Hills, surtout Gundar Shola et Bombay

Shola, possèdent une certaine originalité : une affinité relativement peu élevée pour la Malésia occidentale et l'Indochine, une plus forte affinité pour l'Asie orientale et, peut-être, pour la Malésia orientale, du fait que l'on y rencontre des flores relativement pauvres et des espèces à vaste répartition. En outre deux stations, Gundar Shola et Bombay Shola, arrivent en tête pour le pourcentage d'endémiques (16 et 20 %).

	Pe	NE	HP	TS	GS	BS	TS†	PR	KK	Ma
Malesia occidentale	60	68	72	66	40	50	62	50	65	54
Indochine	60	55	66	55	37	54	58	37	35	41
Mélanésie	26	24	42	39	27	42	37	18	30	13
Malesia orientale	33	28	42	42	27	46	42	18	30	18
Asie orientale	10	24	22	30	27	25	16	18	15	18
Pacifique	11	11	26	26	3	25	20	12	20	9
Indes du Nord	23	11	6	16	13	16	20	18	15	36
Endémiques	0	11	8	10	16	20	12	12	10	13
Cosmopolites	26	12	10	8	13	8	12	25	25	9

TABLEAU II : C.C.F. avec les ditions orientales

Pilar Rocks et les jardins de Kodaikanal restent des stations de forêt claire, en particulier Pilar Rocks située en forêt de crête d'altitude à *Rhododendron*. Nous nous sommes expliqué plusieurs fois sur le fait que les bryoflores de forêt de crête (forêt néphéliphile de M. Schmid, 1974) à biomasse relativement importante sont, en général, plus pauvres en espèces que les bryoflores sous forêt dense, parce que les niches, dans la seconde formation, demeurent plus variées (Tixier, 1967).

En définitive, de toutes les stations visitées, Gundar Shola paraît la plus originale, autant par son endémisme élevé que par la pauvreté floristique de la flore muscinale. Les très médiocres récoltes hépaticologiques à base de *Madotheca* et de *Frullania* confirment cette observation.

VII. Conclusions

Nous avons voulu savoir ce qu'il fallait penser, au point de vue bryologique, du môle du domaine paléotropical asiatique (à savoir la côte du Malabar), des hauteurs qui la dominent et de Ceylan.

Nous n'avons pas la même conception que T. Herzog dans sa « Geographie der Moose » (1926). Nous croyons plus à ce qui rapproche qu'à ce qui sépare, plus aux articulations biogéographiques qu'à un répertoire, parfois vain, de raretés endémiques, raretés qui n'en sont souvent pas.

Chez les Mousses, et, plus particulièrement, les Mousses orophiles indiennes, l'influence malésienne [qui s'arrête à la Nouvelle Calédonie pour les Mousses et atteint les archipels subantarctiques de la Nouvelle Zélande pour certains genres de Lejeunéacées (E. A. Hodgson, 1960)] demeure primordiale.

On peut constater que cette influence, souveraine dans la montagne cinghalaise, sur les rebords des Palni Hills et à Mahabaleshwar, demeure moins importante sur le centre du plateau des Palni Hills, plateau qui possède en outre une certaine originalité.

Tableau III

Ditions	C.C.F. le plus élevé		C.C.F. le plus bas	
Malésia occidentale	Horton Plains	72	Gundar Shola	40
Indochine	Horton Plains	66	Kodaikanal	25
Mélanésie	Horton Plains	42	Mahabaleshwar	13
	Bombay Shola	42		
Malésia orientale	Bombay Shola	46	Pilar Rocks	18
			Mahabaleshwar	18
Asie orientale	Tiger Shola	30	Peradeniya	10
Pacifique	Horton Plains	26	Gundar Shola	3
	Tiger Shola	26		
Indes du Nord	Mahabaleshwar	36	Horton Plains	6
Endémiques	Gundar Shola	16	Horton Plains	6
	Bombay Shola	20		

Nous rejoignons, pour partie, les conclusions de F. Blasco (1970) : « Plus de 50 % des endémiques sont des orophytes des domaines de moyenne altitude et montagnard ». Toutefois la cote 1 800 m que F. Blasco utilise pour séparer l'étage montagnard de l'étage de moyenne altitude ne semble pas s'imposer pour les Bryophytes des Palni Hills, les C.C.F. entre les stations de bordure et les stations du centre du plateau variant entre 26 et 32.

Remerciements

Nous devons, en fin de cette étude, remercier P. Legris, Directeur de Recherches au CNRS qui nous a invité à visiter l'Institut Français de Pondichéry, F. Blasco qui a eu la responsabilité matérielle d'organiser nos déplacements et la gentillesse de nous fournir de nombreux conseils et une importante documentation, M. V. Meher Homji, également de l'Institut Français pour ses judicieuses remarques sur la climatologie et pour la bibliographie fournie sur la végétation du nord de l'Inde. Nous n'oublions pas nos confrères botanistes de l'Université de Péradeniya, au Sri Lanka, le Chef du Département de Botanique, le Pr N. D. Dassanayake et le Pr R. N. de Fonseka, cryptogamiste, qui nous a prodigué d'abondants et précieux conseils. Enfin nous exprimons notre reconnaissance au Pr K. M. Matthew du collège St. Joseph à Tiruchirapalli, dans le sud de l'Inde, qui nous a fourni des renseignements intéressants sur les derniers travaux du R. P. G. Foreau.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Abeywickrama, B. A., 1960. — The genera of the Mosses of Ceylon. *Ceylon J. Sci. biol. Sci.*, **3** (1) : 42-122.

Bartram, E. W., 1939. — Mosses of Philippines. *Philipp. J. Sci.*, **68** : 1-437.

Blasco, F., 1971. — Montagnes du Sud de l'Inde. Forêts, Savanes, écologie. Inst. fr. Pondichéry, *Tr. Sect. Sci. Techn.*, **10** (1), 431 p., 4 cartes, 20 fig., 43 phot., 17 tabl.

Brotherus, V. F., 1899. — Contribution to the Bryological Flora of Southern India. *Rec. Bot. Surv. India*, I, n° 12.

Bruhl, P., 1931. — A census of Indian Mosses. *Rec. Bot. Surv. India*, **13** (1 & 2).

Chen, P. C., 1941. — Studien über die ostasiatische Arten den Pottiaceae. *Hedwigia*, **80** : 36-73. 141-146.

Dixon, H. N., 1914. — Report on the Mosses collected by Mr. C.F.C. Fisher and others from South India and Ceylon. *Rec. bot. Surv. India*, **6** (3) : 75-89.

— 1915. — Ceylonese mosses collected by Rev. C. H. Binstead in 1913. *J. Bot.*, **53** : 257-267, 289-296.

— 1919. — « Ceylonese Mosses » in Miscellanea Bryologica. VI. *J. Bot.*, **57** : 77-78.

— 1921. — On a collection of Mosses from Kanara District. *J. Indian Bot.*, **2** : 174-188.

— 1930. — Notes on Thwaites's Ceylon Mosses. *J. Bot.*, **68** : 1-9.

Dixon, H. N., et R. Potier de la Varde, 1927. — Contribution à la flore bryologique de l'Inde méridionale. *Arch. Bot. Bull. Mens.* 8 et 9 : 161-184.

Dixon, H. N., et R. Potier de la Varde, 1927. — Nouvelles contributions à la flore bryologique de l'Inde. *Annls Cryptog. exot.*, **3** : 168-193.

Foreau, G., 1930. — Notes on the Bryological Geography for the Presidency of Madras. *J. Madras Univ.*, **2** : 238-250 et **3** : 118-126.

— 1961. — The Moss Flora of the Palni Hills. *J. Bombay nat. Hist. Soc.* : 13-47.

— 1964. — Some South Indian Mosses. *J. Bombay nat. Hist. Soc.*, **61** : 223-226.

Froelich, J., 1953. — Die von Prof. Dr Viktor Schiffner in der Jahren 1893-1894 in Ceylon, Singapore, Sumatra und Java gesammelten Laub- und Torfmoose. *Annln naturh. Mus. Wien*, **59** : 66-116.

Gangulee, H. C., 1969. — Mosses of Eastern Indian and adjacent regions. I, Sphagnideae, Andreideae, and Nematodontaceae. Calcutta, 1969. II, Archidiales, Dicranales, Fissidentales. Calcutta, 1971.

GRIFFITH, W., 1849. — Icones Plantarum Asiaticarum. II, Cryptogamic Plants. Calcutta.

HERZOG, T., 1911. — Beiträge zur Laubmoosflora von Ceylon. *Hedwigia*, **50** : 115-145.

— 1926. — Bryophyten der weiteren Indomalaya : Ceylon, Sumatra, Borneo, Molukken, Neue Guinea. *Hedwigia*, **66** : 337-350.

— 1926. — Geographie der Moose. Iéna, 556 p., 151 fig., 8 pl.

HODGSON, E. A., 1962. — Hepatics from the subantarctic islands of new Zealand including « Cape Expedition » collections from the Auckland and Campbell Islands. *Rec. Dom. Mus.*, **4** (11) : 101-132.

LABROUE, L., P. LEGRIS, et M. VIART, 1965. — Bioclimats du sous-continent indien. Inst. fr. Pondichéry, *Tr. Sect. Sci. Techn.*, **3** (3) : 1-32.

LEGRIS, P., 1963. — La végétation de l'Inde : Écologie et Flore. Inst. Fr. Pondichéry, *Trav. Sect. Sci. Techn.*, **6**, 560 p.

LEGRIS, P., et F. BLASCO, 1969. — Variabilité des facteurs du climat. Cas des montagnes du sud de l'Inde. *Trav. Sect. Sci. Techn.*, Inst. Fr. Pondichéry, **8** (1) : 1-95.

MATTHEW, K. M., 1973. — Location of type material of some Indian Mosses. *Revue bryol. lichen.*, **39** : 517-528.

MEHER-HOMJI, V. M., 1962. — Phytogeographical studies of the semi arid regions of India. Ph. D. Thesis, Madras.

— 1970. — Some phytogeographical aspects of Rajasthan. *Vegetatio, Acta Bot.*, **21** (4-6) : 199-320.

— 1973. — A Phytoclimatic Approach of the Problem of Mediterraneity in the Indo-Pakistan Sub-continent. *Fed. Rep.*, **83** (9/10) : 757-788.

MITTEN, W., 1856. — Musci Indiae occidentalis. *J. Proc. Linn. Soc. Bot.*, **1** suppl. : 1-171.

— 1873. — New species of Mosses collected by Dr. Thwaites in Ceylon. *J. Proc. Linn. Soc. Bot.*, **13** : 293-326.

MITTEN, W., et W. WILSON, 1857. — Enumeration of the Mosses collected in India by Dr. J. D. Hooker and Dr. Thomas Thomson. *Hook. J. Bot & Kew Gard. Misc.*, **9** : 289-300, 321-323 & 363-370.

MUELLER, C., 1869. — De muscorum ceylonensium collectione. *Linnea*, **36** (1) : 1-40.

NOGUCHI, A., 1958. — A small collection of Mosses from Southern India. *Kumamoto J. Sc.*, ser. B, Sect. 2, **4** (1) : 1-4.

— 1973. — Mosses of Ceylon collected by Dr. Hiroshi Inoue. *Bull. Nat. Sci. Mus.*, **16** (2) : 305-316.

POTIER DE LA VARDE, R., 1922-1924. — Musci madurenses. *Rev. Bryol.*, **49** : 33-44, **50** : 17-27 et **51** : 10-14.

— 1925. — Nouvelles herborisations dans le Sud de l'Inde. *Rev. Bryol.*, **52** (3) : 37-43.

— 1928. — Musci novi indici. *Annls Cryptog. exot.*, **1** : 37-47.

— 1928. — Mousses nouvelles de l'Inde méridionale. *Annls Cryptog. exot.*, **1** : 279-283.

RENAUD, F., & J. CARDOT, 1895, 1902-1903. — Musci exotici novi vel minus cognati. *Bull. Soc. r. Bot. Belg.*, VII, **34** (2) : 57-58, VIII, **38** (1) : 215-216, IX, 41 (1) : 257-272.

SCHMID, M., 1974. — Végétation du Vietnam, le massif Sud Annamitique et les régions limitrophes. Paris, 243 p., 15 fig., 16 pl.

SHORMA, A. K., 1949. — Indian Sphagnum. *Bull. bot. Soc. Beng.*, **3** : 99-111.

TIXIER, P., 1962. — Bryophytes du Vietnam. Premières récoltes dans le massif de Bach Ma. *Revue bryol. lichen.*, **31** : 190-204.

— 1967. — Bryophytae indosinicae. — A contribution to the knowledge of Bryophytes in Western Indochina. *Dacca Univ. Bull.*, **15** (B) : 1-14.

— 1967. — Flore et végétation orophiles de l'Asie Orientale. Les Épiphytes du flanc méridional du Massif Sud Annamitique. S.E.D.E.S., 240 p., 40 tabl., 30 fig.

— 1971. — A contribution to bryological knowledge of Fraser's Hill Station (Malaysia). *Gard. Bull. Singapore*, **25** (3) 335-353.

— 1972. — Mount Maquiling Bryoflora (Luzon). *Gard. Bull. Singapore*, **26** : 137-153.

— 1974. — Le toit du Sri Lanka. Nuwara Eliya et les Horton Plains. *Science Nature*, **121** : 37-40.

— 1975. — A contribution to the knowledge of the Mountain Moss flora of Sri Lanka. *Ceylon J. Sci. biol. Sci.*, **11** (2) : 123-134.

Manuscrit déposé le 16 janvier 1979.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **1**, 1979,
section B, n° 2 : 127.

Réduction de la transpiration de la feuille d'orge sous l'effet d'un tranquillisant : le largactil

par Florence RAMIANDRASOA-LUONG, Per JÖSSANG, Jacques CARBONNIER et Darius MOLHO *

Abstract. — Highly efficient inhibition of transpiration was achieved in isolated barley leaves by largactil, a phenothiazine tranquillizer.

Engagés dans une recherche de composés chimiques susceptibles de réduire la transpiration des végétaux (antitranspirants : lutte contrela sécheresse), nous avions remarqué que les inhibiteurs de transpiration sont fréquemment des inhibiteurs de croissance (**1**).

Le largactil (chlorhydrate de chloro-2 *N*, *N* -diméthyl 10*H*- phénothiazine-10-propanamine), à faible concentration (10^{-4} mol/l) ralentit fortement la croissance de la racine de laitue, surtout à l'obscurité (**2**) : il nous a paru intéressant de tester ce tranquillisant, un représentant du groupe des phénothiazines, par ailleurs largement utilisées comme neuroleptiques.

Ce composé s'est révélé un antitranspirant très efficace de la feuille d'orge isolée [test de BITTNER *et al.* (**3**)].

Par rapport au témoin, nous observons, en effet, une réduction de la transpiration de 42 % à 10^{-3} mol/l et de 34 % à 10^{-4} mol/l ; l'effet disparaît pour une concentration plus faible, mais il est intéressant de noter que la chlorose du matériel n'apparaît pas avec le largactil, alors qu'elle accompagne généralement l'emploi de l'acide abscissique à 10^{-4} mol/l (concentration provoquant une réduction de transpiration d'importance comparable : 52 %).

Une étude plus générale de l'activité des phénothiazines sur du matériel végétal est en cours dans notre laboratoire.

1. MOLHO, D. — Journées d'Études de l'A.T.P. « Agrochimie » C.N.R.A. Versailles, 25-26 avril 1979.

2. KORDAN, H. A., 1979. — *Naturwissenschaften*, **66** : 112-113.

3. BITTNER, S., M. GORODETSKY, I. HAR-PAZ, Y. MIZRAHI et A. E. RICHMOND, 1977. — *Phytochemistry*, **16** : 1143-1151.

Manuscrit déposé le 12 juin 1979.

* *Laboratoire de Chimie appliquée aux corps organisés, Muséum national d'Histoire naturelle, 63 rue Buffon, 75005 — PARIS.*

Achevé d'imprimer le 30 juin 1979.

IMPRIMERIE NATIONALE

9 564 002 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle* 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., 42 (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

ISSN 0181-0634

P.155

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

MISSOURI BOTANICAL
MAR 25 1980
GARDEN LIBRARY

SECTION B

botanique

biologie et écologie végétales
phytochimie

4e SERIE T. 1 1979 N° 3

Paru le 30 septembre 1979

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeurs : Prs E.-R. Brygoo et M. Vachon.

Comité de rédaction : MM. et Mmes M.-L. Bauchot, E.-R. Brygoo, J. Dorst, P. Dupérier, C. Dupuis, J. Fabriès, J.-C. Fischer, N. Hallé, J.-L. Hamel, S. Jovet, R. Laffitte, Y. Laissus, C. Lévi, D. Molho, C. Monniot, M. Vachon.

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales — B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie — C : Sciences de la Terre, géologie et paléontologie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60.

— pour les **abonnements** et **achats au numéro,** au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 587-19-17.

Abonnements pour l'année 1979

Abonnement général : 640 F.

Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 490 F.

Section B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie : 100 F.

Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 130 F.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **1**, 1979, section B (Botanique, Biologie et Écologie végétales, Phytochimie), n° 3

SOMMAIRE

Th. Monod. — Les arbres à encens (*Boswellia sacra* Flückiger, 1867) dans le Hadramaout (Yémen du Sud) 131

J. Dupéron. — Contribution à l'étude de *Boswellia sacra* : anatomie de la plantule et de la tige âgée 171

A.-M. Cauwet-Marc. — Connaissances caryologiques actuelles sur le genre *Bupleurum* L. (Umbelliferae) : nombres chromosomiques et nombres de base 191

J. Carbonnier et A.-M. Cauwet-Marc. — Constituants du genre *Bupleurum* L. (Umbelliferae) : mise au point des connaissances actuelles 213

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **1**, 1979,
section B, nº 3 : 131-169.

Les arbres à encens (*Boswellia sacra* Flückiger, 1867) dans le Hadramaout (Yémen du Sud)

par Théodore Monod *

... ubi illi lucus thure odorata Arabico.
Odyssée, VIII, ed. J. de Sponde, Basileae (1606 : 106) [1].

Résumé. — Le problème des encensiers sub-arabiques est étudié à partir des données des herbiers, des observations de terrain (avec photos) et d'une revue critique des données bibliographiques. L'auteur fournit des précisions sur le statut systématique de l'espèce, sur son aire de répartition, sa biologie et son mode d'exploitation. Des notes morphologiques illustrées complémentaires sont fournies suivies d'une contribution due à Jean Dupéron sur l'anatomie de la plantule et du bois.

Abstract. — The problem of incense trees is investigated from herbarium data, field observations (incl. photographs) and a critical review of available literature. The taxonomic status of the species, its geographic distribution, biology and exploitation are worked out ; illustrated morphological notes are added, as also a contribution on seedling and wood anatomy by J. Dupéron.

Tura praeter Arabiam nullis, ac ne Arabiae quidem universae...
Pline, H. N., XII, XXX (52).

I. Introduction

Pline a raison : l'arbre à encens — qu'on peut appeler l' « encensier » — pousse bien en Arabie, mais pas dans toute l'Arabie...

Et c'est cette remarque qui devait se trouver à l'origine de ce travail.

Le Dr Jacqueline Pirenne, s'attachant à l'histoire préislamique de l'encens à propos de ses recherches archéologiques et épigraphiques sur Shabwa, Qana, etc., se posait la question de savoir où poussait actuellement — et sans doute où avait poussé dans l'Antiquité sud-arabique — le *Boswellia sacra*. L'arbre s'est-il raréfié, a-t-il localement disparu ? Où étaient les peuplements ayant alimenté la Route caravanière de l'encens ?

* *Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, Muséum national d'Histoire naturelle, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cédex 05.*

1. On aura noté que J. de Sponde fait de *lucus* un féminin (peut-être par assimilation à un nom d'arbre ?).

Il fallait que quelqu'un, sachant distinguer un *Commiphora* (arbre à myrrhe) d'un *Boswellia* (encensier), se rendit sur place pour amorcer au moins une enquête devenue d'autant plus nécessaire que l'opinion semblait se répandre que l'encensier n'existait pas (ou plus ?) au Hadramaout, donc à l'ouest du Dhofar.

Je ne puis évidemment citer ici tous ceux qui m'ont aidé au cours de cette recherche, tant sur le terrain que dans les herbiers et les bibliothèques, mais je désire cependant remercier tout particulièrement ici : le Dr A. A. Muheirez, directeur du *Yemeni Centre for cultural and archaeological Research* (Aden), et ses collaborateurs ; le Dr Jacqueline Pirenne, sans laquelle je n'eus jamais découvert le problème des encensiers sud-yéménites et moins encore eu le privilège de pouvoir participer à leur étude sur le terrain ; mon ami le Pr Ed. Boureau qui a bien voulu s'intéresser à l'anatomie de l'encensier ; et Mr Jean Dupéron, auteur du complément consacré à l'anatomie de la plantule et de la tige.

L'un des objectifs de la mission botanique (15.XII.1977-12.II.1978) qui m'avait été confiée par le *Yemeni Centre for cultural and archaeological Research* (directeur : Dr A. A. Muheirez) et qui a bénéficié du concours du Ministère des Affaires étrangères (Paris) [1] était la recherche au Yémen du Sud des arbres à encens, si célèbres dans l'Antiquité et auxquels les archéologues et les historiens s'intéressent tant pour la reconstitution des courants commerciaux anciens ; or ces encensiers sont si rarement signalés à l'époque moderne au Hadramaout qu'on a été parfois tenté de se demander s'ils n'avaient pas disparu de la région.

Sur l'aspect historique de la question et les textes grecs et latins la concernant on trouvera le détail dans Ritter (1846), Flückiger (1864), Birdwood (1870), Sigismund (1884), Grohmann (1922), Groom (1977), etc.

Une mise au point botanique récente (Hepper, 1969) précise le statut nomenclatorial de l'espèce, dont le binom serait *Boswellia sacra* Flückiger, 1867, et la répartition de l'encensier telle que l'auteur a pu la déterminer : le croquis de Hepper (1969, pl. XV) ne porte aucune station identifiée à l'ouest du Dhofar (Oman).

En fait, nous disposions déjà, quand j'ai commencé mon enquête, de trois séries de sources établissant la présence de l'encensier au Hadramaout.

1. Échantillons d'herbier

Ceux-ci sont cités dans le catalogue sud-arabique de Schwartz (1939 : 127) :

a) Hirsch 42, Herb. Berlin.

b) von Wissmann 1173, Herb. Hamburg.

c) Paulay, Wadi Dhaurûten, partie moyenne, près du Ras Fartak, Mahra, 7.III.1899. Herb. Univ. Vienne.

d) Paulay, Wadi Dhaurûten, tiers inférieur, près du Ras Fartak, Mahra, 8.III.1899, Herb. Univ. Vienne.

e) Hein, Wadi Gabûr (Gabûri), Mahra, 7.II.1902, Herb. Univ. Vienne.

f) Hein, au nord de Gishin, Mahra, 14.II.1902, Herb. Univ. Vienne.

g) Hein, plusieurs exsiccata sans localité précise, Mahra, I/III.1902 (un spécimen fructifié), Herb. Univ. Vienne.

1. J'ai bénéficié d'une aide du Ministère des Affaires étrangères (Direction générale des Affaires culturelles) qui a bien voulu couvrir les frais de mon voyage Paris-Aden et retour.

2. Renseignements

Malgré le risque de confusion, pour un non botaniste, entre les arbres à myrrhe (*Commiphora*) [1] et les encensiers (*Boswellia*), plusieurs témoignages paraissent devoir être retenus :

— sur la piste de Mukalla au Wadi Hadramaout : Bent (1894 : 318 ; 1895 : 119 ; 1900 : 89).

— Freya Stark (1940 : 156) : un rameau des environs d'Huraidah le 25 février 1938.

Quant à la présence de l'espèce « to the north and northeast of Aden » (Phillips : 327), si l'on peut à la rigueur admettre que le nord-est peut s'étendre jusqu'à la limite occidentale de l'encensier (région de Habban), le « nord » paraît peu vraisemblable car aucun document botanique sérieux ne corrobore cette information. Les localités « Iran » et « Iraq » citées pour *B. carteri* par Uphof (1968 : 82) sont bien entendu fantaisistes.

3. Cartes de la distribution de l'encensier en Arabie du Sud

Il existe deux croquis figurant l'aréotype du *Boswellia sacra*, dus tous les deux d'ailleurs à un observateur particulièrement attentif, Hermann von Wissmann :

– 1941, carte 3 : la limite nord des *Commiphora opobalsamum* et *abyssinica*, d'une part, du *Boswellia undulato-crenata*, de l'autre, est tracée ; pour l'encensier la limite quitte la côte au niveau des îles Kuria Muria, englobe le Dhofar et le Mahra pour se rapprocher du littoral, sans l'atteindre, vers les 50-51°E, s'en écarter notablement plus à l'ouest à la surface du Djôl et rejoindre enfin, assez brusquement, l'océan vers 46°E. Je dirai ailleurs en quoi cet aréotype doit être complété à la suite de mon voyage : il suffit pour le moment de rappeler l'existence d'un document ne laissant aucun doute sur l'existence de l'encensier en plein Hadramaout et jusqu'à une centaine de kilomètres au nord-est d'Aden.

— 1968, fig. 1 : ici les peuplements d'encensiers sont figurés par des hachures et l'on note ainsi le Dhofar, la région de Ras Fartak, l'hinterland de Mukalla, le Wadi Hajr, la région de Magfat.

En conclusion, on doit reconnaître que, contrairement à certaines affirmations récentes, le *Boswellia sacra*, même s'il ne se trouve pas partout au Yémen du Sud aussi abondant qu'au Dhofar, était déjà connu, signalé et récolté en plusieurs régions situées à l'ouest de ce dernier pays, et Freya Stark (1934 : 272) avait tout à fait raison : « Incense still grows in the Hadhramaut valleys ».

Il suffisait d'ailleurs pour s'en convaincre de consulter l'étonnant « Südarabien als Wirtschaftsgebiet, 1. Teil » de Grohmann (1922) où l'on trouve (p. 138-139) une liste de localités sud-arabiques d'après Glaser, Miles, les Bent, Wellsted, Müller et Cruttenden : la limite occidentale se situe vers Habban et la chaîne himyarite (47°E), la limite

1. Quand von Wissmann (1977 : 36, note 54) parle d'après Pirenne d'encensiers « abondants » (« reichlich Weihrauchbäumchen ») au sud de Shabwa, il s'agit essentiellement d'arbres à myrrhe : si le *Boswellia* existe aux environs de Shabwa, il ne peut guère y être « commun ».

orientale vers Hasik (55°23'E), « also um mehr als 5° weiter nach Westen ... als Carter annahm... » (p. 134) et l'auteur conclut judicieusement (*eod. loco*) : « Solange gesicherte Angaben, auf Grund genauer Erforschung der in Betracht kommenden Gegenden nicht vorliegen bleibt auch die Frage nach der Ausdehnung der alten *regio turifera* und was damit zusammenhängt eine unentschiedene ». C'est l'évidence : historiens et archéologues auront ici besoin de la collaboration du botaniste.

Les stations visitées par moi, certes en petit nombre mais dont la découverte et l'accès ne sont pas toujours très faciles, ne représentent évidemment que des observations ponctuelles, isolées à l'intérieur de l'aire générale de répartition de l'espèce.

II. Stations visitées ou identifiées par renseignements en 1977-1978

J'ai dit dans l'introduction où en étaient nos connaissances quant à la présence de l'encensier au Yémen du Sud quand je me suis rendu sur place.

Les stations suivantes ont été visitées [1] :

I. Wadi Himan, plateau rive gauche, un peu en aval d'al-Lasb, env. 14°41'N-49°08'E, alt. env. 100 m, Th. M. 16597 et 16598, 25.XII.1977.

Les encensiers (une heure à pied au nord-est, à partir de l'oued) poussent dans les petits oueds du plateau calcaire (avec *Acacia* sp., *Commiphora* spp., *Lavandula*, *Fagonia* spp., Composée 16591, *Tephrosia apollinea*, *Farsetia longisiliqua*, Mimosacée 16599/16623.

II. Wadi Himan, plateau rive gauche, env. de Lubaib, env. 14°41'N-49°04'E, alt. env. 300 m, Th. M. 16633, 26.XII.1977. Même type de station que *I* : les *mogar* dans des ravins, du plateau calcaire.

II bis. Palmeraie de ʿArfa, au nord-ouest de Shihr, env. 14°56'N-49°28'E, alt. env. 320 m, Th. M. 16651, 27.XII.1977, 3 exemplaires, cultivés, obtenus de boutures prélevées dans la région.

III. Aduma, env. nord de Wasit (au nord de Shihr), env. 14°52'N-49°34'E, alt. env. 230 m, Th. M. 16684 et 16685, 28.XII.1977, fig. 1-2.

Ravins d'un plateau calcaire couvert de galets ; le plus gros arbre : env. 3-4 m, diam. au sol : 40-50 cm.

IV. Affluent de droite du Wadi al-Lazik, au nord-nord-ouest de Terim, env. 16°18'N-48°51'E, alt. env. 900 m, Th. M. 16931, 4.I.1978, fig. 3.

Fond du ravin, à cailloutis et par places à dalles, calcaires ; 3 exemplaires (1 souche, 1 ex. normal, 1 très mutilé par le prélèvement de boutures).

IV bis. Rive droite du Wadi Hadramaout près de Terim, immédiatement en amont du barrage de Seder Fellahin, plusieurs dizaines de boutures (env. 40 ?), prélevées dans le Wadi al-Laziq (cf. n° IV) et plantées en décembre 1977.

V. Al-Suwaidif, ravin rive droite du Wadi al-Khûn, au nord de Qasam (Wadi Hadramaout), env. 16°11'N-49°06'E, alt. env. 700-800 m, Th. M. 16948, 5.I.1978, fig. 4.

1. Sauf mention contraire, les spécimens rencontrés étaient tous feuillus, mais stériles, sans fleurs ni fruits.

Une heure à pied dans le ravin à partir de la petite palmeraie d'Al-Suwaidif ; un *Boswellia* de 3-4 m (il y en aurait 5-6 plus haut dans le même thalmeg et une trentaine (?) dans le ravin suivant, au nord).

VI. Khal 'ah, rive gauche du Wadi Adim (Idim), en amont de Salé, env. 15°03'N-48°52'E, alt. env. 920 m, Th. M. 17085, 10.I.1978, fig. 5.

Un *Boswellia* à 15 minutes du village de Khal'ah (rive droite), perché dans une niche du plateau calcaire (5-6 m de haut, diam. au sol : env. 1 m) ; 1 exemplaire jeune (env. 15 cm) à proximité.

VII. Wadi Saiqah (Shaab Umm al-Luban [« Ravins de la mère de l'encens »]), rive gauche du Wadi Du'an, près Sif, env. 15°19'N-48°18'E, alt. env. 1 100 m, Th. M. 17180, 14.I. 1978, fig. 6 et 8.

Plusieurs spécimens dans le ravin d'Umm al-Luban, le plus grand (6-7 m, diam. au sol : env. 1 m), exploité, plusieurs autres en aval (p. ex. 6-7 m, exploité).

VIII. Shaab Shafûr, rive gauche du Wadi Du'an, près d'Al-Khuraibah, env. 15°-08'N-48°18'E, alt. env. 1 200 m, Th. M. 17201, 15.I.1978, fig. 9-10 pl. IV.

A 45 minutes de Khuraibah, en grimpant la falaise dominant le village ; une dizaine d'exemplaires dans la Shaah Shafûr, de belle taille et exploités.

IX. Wadi al-Siyal, affluent de gauche du Wadi Hajr, au nord-ouest de Sidarah, env. 14°35'N-48°02'E, alt. env. 520 m, Th. M. 17283, 18.I.1978.

Un exemplaire isolé, en situation anormale, dans un oued plat en partie sableux.

X. Shaab Meher, environs ouest de Sheruj (cuvette de Yibath), env. 14°44'N-47°47'E, alt. env. 1 040 m, Th. M. 17298 et 17299, 18.I.1978, fig. 11.

De Sheruj, à 25 minutes de voiture, sur le plateau rive droite, plusieurs *mogar* dans la Shaab Meher, dont un très gros, estimé haut de 8-10 m, diamètre au sol : env. 1 m.

XI. Shaab Smaha, environs nord de Moged au nord d'Al-Hami, env. 14°50'N-49°45'E, alt. env. 180 m, Th. M. 17355, 22.I.1978, fig. 7.

Plusieurs *mogar* dans un oued plat à galets calcaires, exploités ; un sur le reg sommital du plateau.

XII. Shaab Badakhan, localité voisine de la précédente, Th. M. 17356, 22.I.1978.

XIII. Shaab al-Awesiye, au nord-ouest de Dis, env. 14°54'N-49°50'E, alt. env. 200 m, Th. M. 17384 et 17385, 23.I.1978, fig. 12 et pl. IV, 6.

A partir d'Al-Hami : 20 minutes en voiture et 50 minutes à pied ; des *Boswellia* dans l'oued, d'autres, plus petits, sur les versants.

XIV. Ravin rive droite du Wadi al-Madi, à l'est d'Al-Raideh, 15°02'N-50°26'E, alt. env. 10-20 m, Th. M. 17413 et 17414 (fruits, secs), 24.I.1978, fig. 13-15.

XV. Shaab Erfûl (avec le lieu-dit Khorbet Somal, la « Chambre des Somalis », abri sous roche fréquenté par les récolteurs d'encens), près d'Hadhathhum, env. 15°02'N-50°28'E, alt. env. 220 m, 24.I.1978.

A partir de Hadhathhum : 1/2 heure en voiture et 1/2 heure à pied ; assez nombreux petits *Boswellia* dans le ravin lui-même et sur ses versants.

XVI. Shaab Yembuk, affluent de gauche du Wadi Amaqin, un peu en amont d'Al-Hautah, env. 14°19'N-47°25'E, alt. env. 690 m, Th. M. 17446 (fruits et boutons floraux ramassés à terre, secs), 28.I.1978, fig. 20-50.

A partir du Wadi Amaqin, environ 1/2 heure à pied [1] ; un très gros *mogar*, très entamé par les récolteurs ; à l'entrée de l'oued, sept *Boswellia* sur la petite falaise de la rive gauche.

Un certain nombre d'informations recueillies sur place méritent sans doute de se voir signalées ici. Je les énumère en les regroupant autour des stations décrites plus haut et sans le numéro d'ordre de ces dernières :

— Zone I : toute la chaîne du Djebel Badjembokh ;

— Zone II : Djebel Bashmûn (ouest de Lubaib) ;

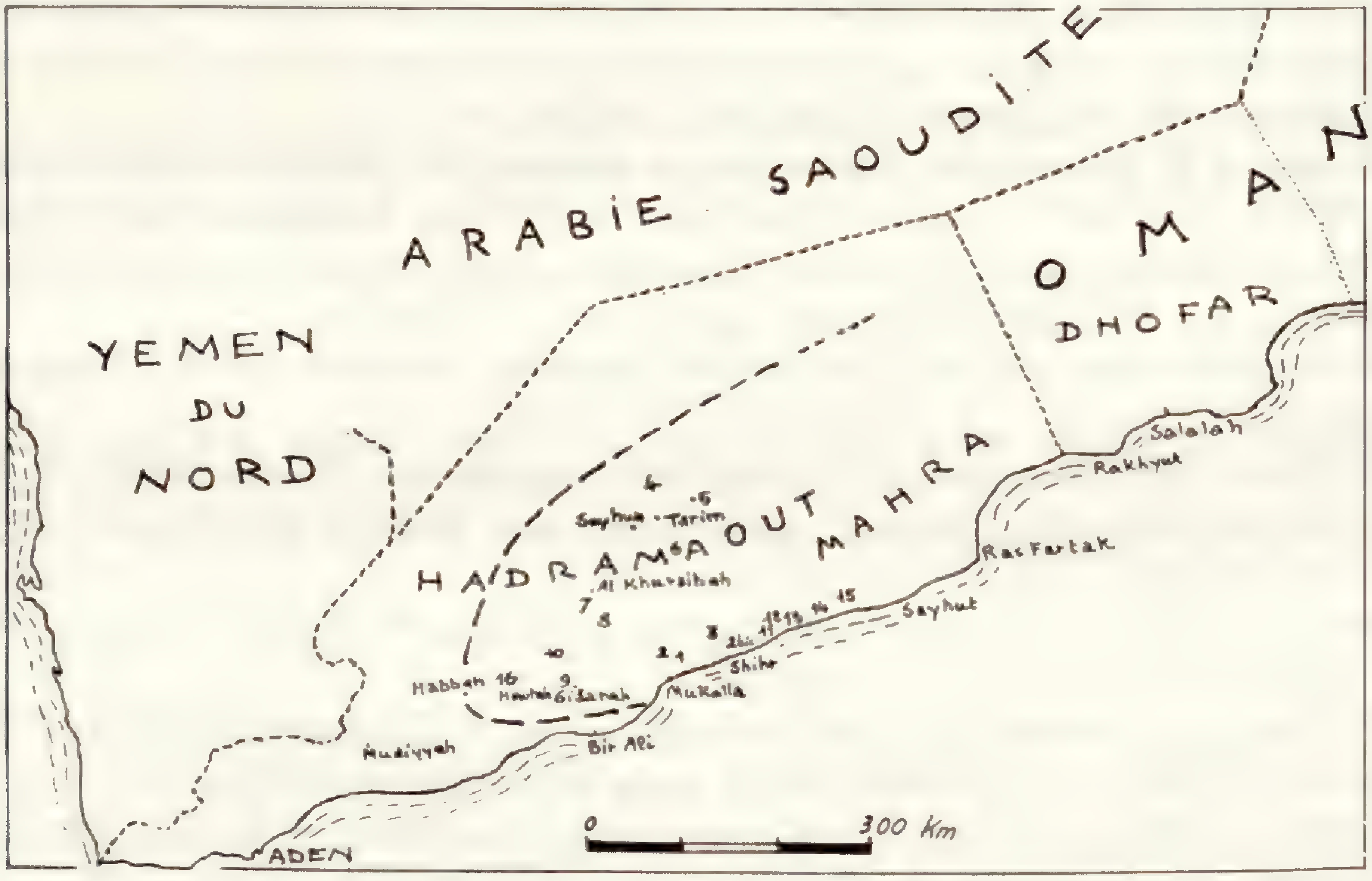
— Zone VIII : Le Djol à l'ouest de Khuraibah, p. ex. le Wadi Numai et le Wadi Tineibah, ou au sud, p. ex. la Wadi Ghâr Hân [2] ;

— Zone IX : les ravins Shaab Tagina, Shaab Hather, Shaab 'Uteg, Saik al-Hajar, Saik Bigenaf ;

— Zone X : al-Raudah, Wadi Amaqin, Lahiya (Lemanter), Azzan (région), Wadi Salmun, 'Amad (47°10'E), Djebel Kadur (47°15'E), al-Mithaf (47°18'E) ;

— Zones XI-XII : Shaab al-Habadha et au nord-est de Hami : Shaab en-Nûf, Shaab Addibâg, 'Ard al-Djamba, Ard Beni Adjel ;

— Zones XIV-XV : toute la chaîne dominant le littoral au nord-ouest.



Position « approximative » des 16 stations citées et, en tiretés, limite occidentale possible de l'aire de l'encensier sud-arabique.

1. A l'entrée de Shaab Yembuk, un abri bédouin au pied de la falaise rive droite et plusieurs inscriptions préislamiques au pied de la falaise rive gauche.
2. On notera aussi le Wadi Bin Ali (Bent, 1900) et l'exemplaire vu par Freya Shark près de Huraidah le 25 février 1938.

III. L'arbre : géographie, peuplements, exploitation

1. L'arbre : son statut systématique

La conspécificité de tous les *Boswellia* sud-arabiques est-elle tout à fait certaine ? Hepper en 1969 la juge probable sans toutefois la tenir pour absolument établie, car il pourrait y avoir quelques différences, au Dhofar, entre les spécimens côtiers et ceux de la steppe du Najd, dans l'intérieur. Il est vrai que les photographies d'exemplaires côtiers (Phillips, 1966, phot. face p. 210 et Hepper, 1969, pl. XII, fig. 1-2) ont un port différent, buissonnant, de celui des encensiers de Hadramaout qui sont de petits arbres, sans doute, mais des arbres. Cette différence est-elle significative ? Sans doute pas, puisque les photographies publiées par Thomas (1932, face p. 122) et par Lavranos (1967*a*, fig. 5) d'un exemplaire du Dhofar, et celle de Welstein (1944, fig. 550) d'un *mogar* de Ras Fartak (Mahra) représentent des arbres tout à fait comparables à ceux que j'ai pu étudier plus à l'ouest.

On doit cependant rappeler que Peter en 1903 (p. 513) avait rapporté l'opinion de Simony touchant l'existence au Mahra de deux types physionomiques, l'un étant un arbre, l'autre un buisson, et passant pour les Yéménites pour représenter deux sexes : un « mâle » (l'arbre) et une « femelle » (le buisson) [1].

Hein (1914 : 57) avait également noté un classement local des arbres en « mâles » et « femelles », ajoutant que les premiers ne se bouturent pas, tandis que les seconds reprennent après transplantation, « wenn Regen eintritt ».

Il peut bien entendu s'agir de simples écotypes, correspondant à des conditions stationnelles diverses, et par conséquent sans signification systématique véritable.

On le saura quand Mahra et Dhofar auront été prospectés avec soin mais, pour le moment, compte tenu de ce que nous savons aujourd'hui, je ne vois pas de raison sérieuse de mettre en cause la conspécificité des encensiers à travers toute leur aire sub-arabique (Hadramaout, Mahra, Dhofar).

Ajoutons enfin que l'on a pu aller jusqu'à imaginer l'existence possible non plus de deux espèces mais de deux genres (Van Beek, 1958 : 142).

Il me paraît impossible de ne pas conclure que dans l'état actuel de nos connaissances il n'existe dans l'Arabie du Sud qu'une seule espèce d'encensier, le *Boswellia sacra*, répandu dans l'est du Yémen du Sud (Hadramaout et Mahra) et dans l'ouest de l'Oman (Dhofar).

Si tel est bien le cas, on devra reconnaître à l'encensier yéménite la synonymie suivante :

Boswellia sacra Flückiger, 1867

1847. *Boswellia thurifera* : Carter, légende pl. 28 (*nec* Roxburgh *ex* Flem., As. Res. XI, 1810 : 158).
1864. *Boswellia papyrifera* : Flückiger : 240 (*nec* *Amyris papyrifera* Delile, 1827).
1867. *Boswellia sacra* Flückiger : 31, 32.

1. Cette observation est à rapprocher du nom que Schweinfurth (1912 : 9) attribue à la gomme-résine du « *Boswellia Carteri* » sur le marché du Caire : liban-dhakar ou « encens mâle ».

1870. *Boswellia Carterii* Birdwood : 143-144 (*pro parte : excl. spec. africana*), pl. 30 (var. « Maghrayt d'Sheehaz ») [1].
1874. *Boswellia Carterii* : FLÜCKIGER & HANBURY : 120, *pro parte* (var. *C*, Carter, 1847, pl. 23 et Birdwood, 1870 : 30).
1874. *Boswellia Carterii* : COOKE, pl. I.
1878. *Boswellia Carterii* : FLÜCKIGER et HANBURY : 266-267, fig. 77-79 (var. α, « Maghrayt d'Scheehaz ».
1878. *Boswellia Carterii* : HILDEBRANDT : 196 (« eine Form von *B. Carteri* welche in den Bergen Hadramauts in Süd-Arabian wächst »).
1878. *Boswellia sacra* : FLÜCKIGER : 808.
1880. *Boswellia Carterii* : BENTLEY & TRIMEN, pl. coul. 58 (et texte : 8 p. n. num.), *pro parte* car les auteurs citent en synonymie : CARTER, 1847, pl. 23 et BIRDWOOD, 1870, pl. 29, 30 et 31 ; la planche en couleurs a été dessinée *d'après nature* sur l'échantillon Hildebrandt 1381 (Brit. Mus.), de Somali.
1880. *Boswellia sacra* « Flück. *ex* Hanb. » (*sic*) : BENTLEY & TRIMEN, texte de la pl. 58.
1883. *Boswellia sacra* : FLÜCKIGER : 38.
1883. *Boswellia Carteri*, var. α, *undulato-crenata* Engler : 33 [Arabie, *excl.* Hildebrandt 1381].
1883. *Boswellia Carteri*, var. β, *subintegra* Engler : 34. En 1969 (p. 72) HEPPER place la var. *subintegra* d'ENGLER, 1883, dans la synonymie de *B. carteri*, donc d'une espèce africaine ; or ENGLER donne (1883 : 34) pour la var. β (*subintegra*) la provenance : « Ras Fertak, *in saxis calcareis* » et « *pr. pagum* Merbet » : il s'agit donc bien de spécimens *sud-arabiques*.
1889. *Boswellia Carteri* : TSCHIRCH : 499.
1894. « frankincense trees » Bent : 318, 319.
1895. *Boswellia Carteri* : W. B. H. *in* BENT : 133.
1896. *Boswellia Carteri* : ENGLER : 346, fig. 144 (d'après BIRDWOOD, pl. 30), incl. *B. sacra*.
1897. *Boswellia Carteri* : HIRSCH : 302 (Hadramaout).
1897. *Boswellia Carteri* : HIRSCH : 302.
1899. *Boswellia* sp., MÜLLER, SIMONY & KOSSMAT : 639 (Mahra, au nord de Ras Fartak).
1899. *Boswellia sacra* : LEVESQUE, col. 1768, fig. 559.
1899 [et 1900]. *Boswellia Carteri* : JACOB DE CORDEMOY : 289, fig. 47/1 d'après BIRDWOOD, spécimen sub-arabique.
1903. *Boswellia Carteri* : PETER : 513-534, pl. I-III, (« Simony *coll.* », mais les exsiccata de l'herbier Univ. Vienne sont attribués à PAULAY) ; des exemplaires en culture à Vienne — Il s'agit du seul travail anatomique existant, à ma connaissance, sur le *Boswellia sacra*.
1906. *Boswellia Carteri* : TSCHIRCH : 411 (incl. *B. sacra*).
1910. *Boswellia Carteri* : GUILLAUMIN, fig. p. 44 (d'après BIRDWOOD, pl. 30).
1911. *Boswellia Carteri* : WHEMER : 408 (*pro parte*).
1913. *Boswellia undulato-crenata* : ENGLER : 448, *excl.* Hildebrandt 1381.
1915. *Boswellia Carterii* : BLATTER : 152-153.
1919. *Boswellia Carterii* : BLATTER : 112.
1923. *Boswellia Carterii* : GUILLAUMIN : 104, fig. 3 (d'après BIRDWOOD).
1931. *Boswellia undulato-crenata* : ENGLER : 422.
1936. *Boswellia Carteri* : STARK : 14.
1939. *Boswellia undulato-crenata* : SCHWARTZ : 127.
1939. *Boswellia undulato-crispata* (sic) : SCHWARTZ : 127.
1940. *Boswellia Carteri* : STARK : 156 (rameau fleuri, sur le Djôl près de Hureidha, 25.II.1938).
1944. *Boswellia Carteri* : ROQUES : 411, fig. 322 (*pro parte*).
? 1964. *Boswellia carteri* : ENGLER, fig. 107 D.
1964-65. *Boswellia carteri* : BALSAN : 126.
1967*a*. *Boswellia carteri* : LAVRANOS : 169, 170, fig. 5.
1968. *Boswellia carterii* : SCHMIDT : 95.
1969. *Boswellia sacra* : HEPPER : 67, 71, 72, fig. 1 et pl. XII (fig. 1-2).
1976. *Boswellia carteriana* (sic) : SCHNELL : 352.

1. Le *B. Charteri* de DRAGENDORFF (1898 : 366) est bien entendu une coquille.

1977. *Boswellia sacra* : Groom : 81, 83.
1977. *Boswellia carterii* (*pro parte*) : Tessier, Nolot et Delaveau : 183.

La synonymie fournie plus haut accepte, on l'aura constaté, les conclusions de Hepper sur l'autonomie spécifique de l'encensier yéménite que Birdwood ne séparait pas du *B. carteri* de Somalie et dont Engler faisait tout au plus une variété de ce même *B. carteri*.

On se trouve ici en face d'un problème délicat mais que connaissent bien les floristes : des exsiccata identiques, ou du moins impossibles à séparer sur des critères simplement morphologiques, seront-ils nécessairement tenus pour conspécifiques si d'autres caractères de discrimination existent mais non reconnaissables en herbier ?

Les meilleurs spécialistes (F. N. Hepper, *in litt.*, 22.VI.78 et D. Hillcoat, 25.IV.78) reconnaissent la très grande similarité, en herbier, des *B. sacra* et *carteri* : j'ai moi-même examiné au British Museum et à Kew de nombreux échantillons prouvant l'extrême ressemblance des deux espèces, mais aussi d'ailleurs la variabilité étendue des exemplaires (p. ex. forme du fruit ou dimension comme forme des feuilles).

Il reste, et c'est l'argument le plus solide en faveur d'une séparation au niveau spécifique, que le port serait, lui, tout à fait différent. Celui du *Boswellia* sud-arabique est bien connu (cf. p. 137, fig. 1-15 et pl. I, II, III et IV) avec une ramification débutant dès le niveau du sol, tandis que le *B. carteri* possède, d'après la pl. XIII de Hepper (1969) un tronc

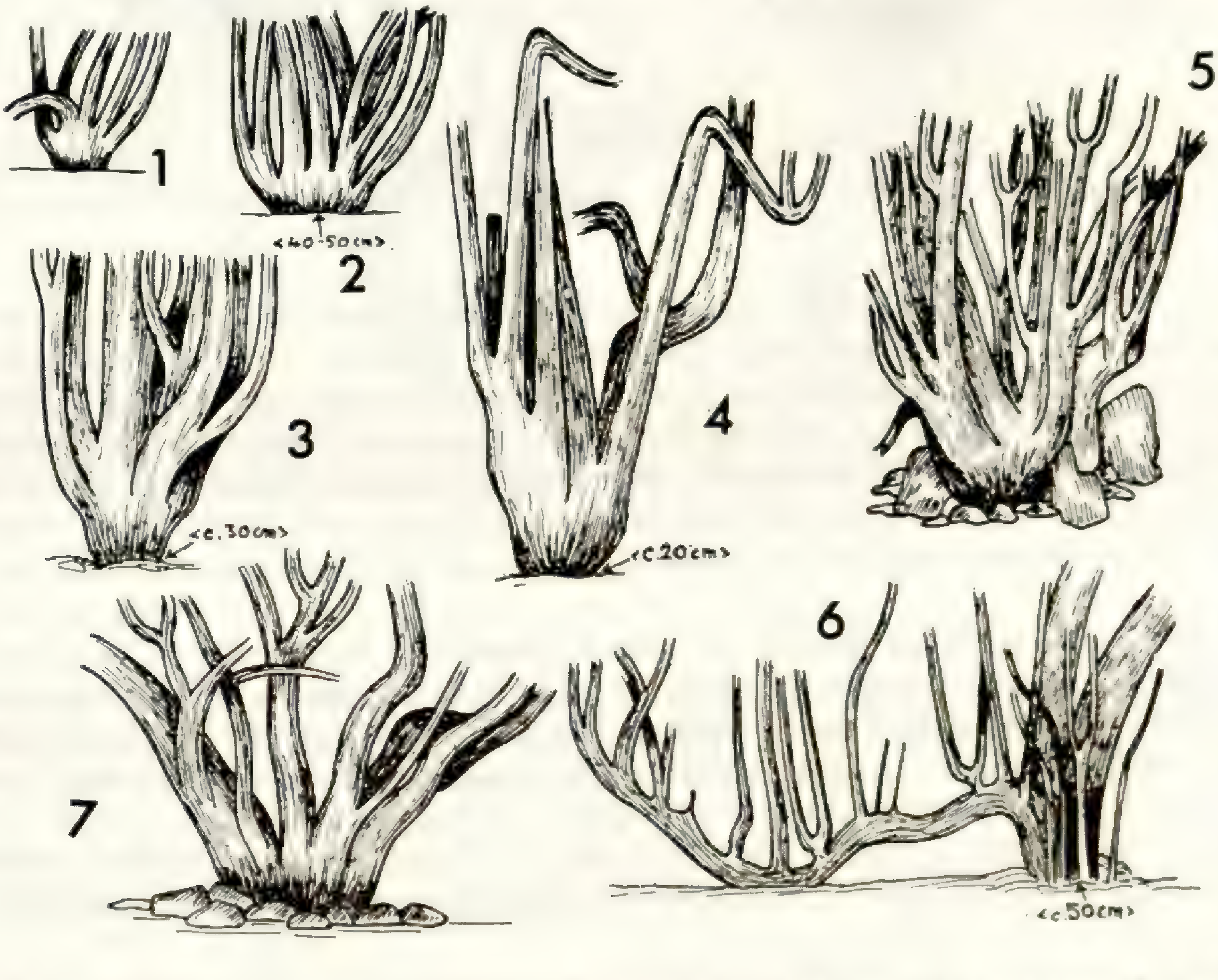


Fig. 1-7. — *Boswellia sacra* (Hadramaout) : 1-2, station III ; 3, station IV ; 4, station V ; 5, station VI ; 6, station VII ; 7, station XI.

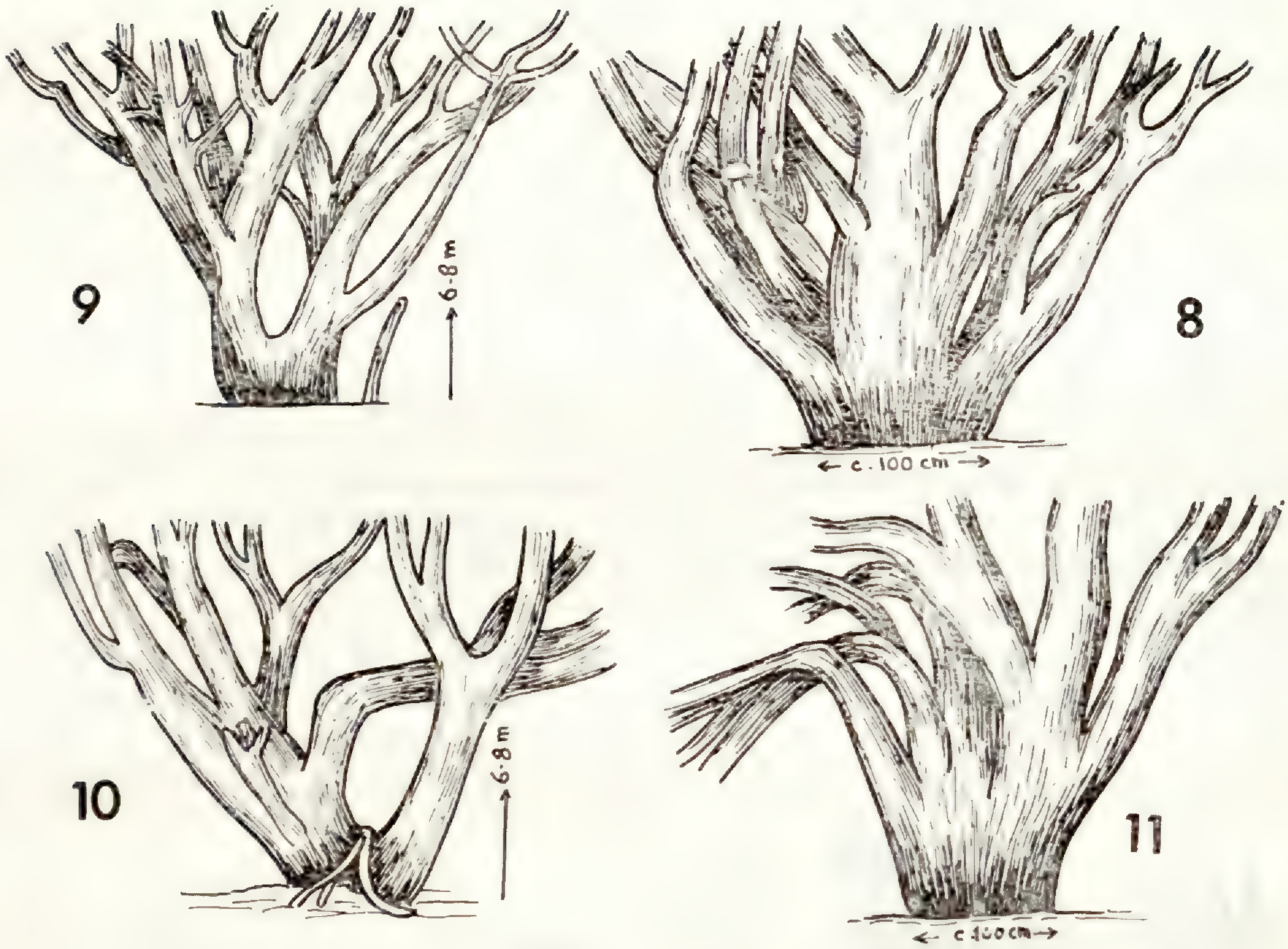


Fig. 8-11. — *Boswellia sacra* (Hadramaout) : 8, station VII ; 9-10, station VIII ; 11, station X.

véritable et qui, de plus, porte (au moins sur le spécimen photographié) une dilatation à la base du tronc comparable à celle décrite chez *B. frereana*. Il faudrait évidemment être bien certain que les caractères du *B. carteri* observables sur la pl. XIII de Hepper (port érigé et dilatation basale) sont constants et se retrouvent chez tous les exemplaires de l'espèce. Et attendant qu'il soit possible de le vérifier sur place, on ne peut que se rallier à l'opinion de Hepper. Tout au plus pourrait-on s'interroger sur le niveau taxinomique où doit se faire la séparation : espèce, sous-espèce ou variété ? Il serait évidemment prématuré d'en décider.

Ajoutons enfin quelques mots sur le nom vernaculaire de l'encensier au Yémen du Sud. On trouve dans la littérature un assez grand nombre de graphies du mot que je crois avoir entendu : *mogar*, par exemple : *mäqär*, *muger*, *mughur*, *mogher*, *mgar* (en mehri), *mgor* (au Dhofar), *magher*, *makur*, *makker*, *makkar*, *maghrayt*, *mogharah*, *mohor*, *mgajrot*. Ce sera au linguiste de nous éclairer, si faire se peut, sur l'origine de ce mot (ou de ces mots ?) dont il n'est pas certain qu'il appartienne à l'arabe. On notera cependant qu'en hassaniyya, au Sahara occidental, une plante, d'ailleurs à latex, le *Launaea resedifolia* (Composée) est appelée *mekör*.

Grohmann (1922 : 135, note 1) s'est demandé si *mgajrot* ou *mohr* ne pourraient pas avoir quelque relation avec le Θυμιανα τὸ λεγόμενον μοκρότου du *Periplus* (§ 9).

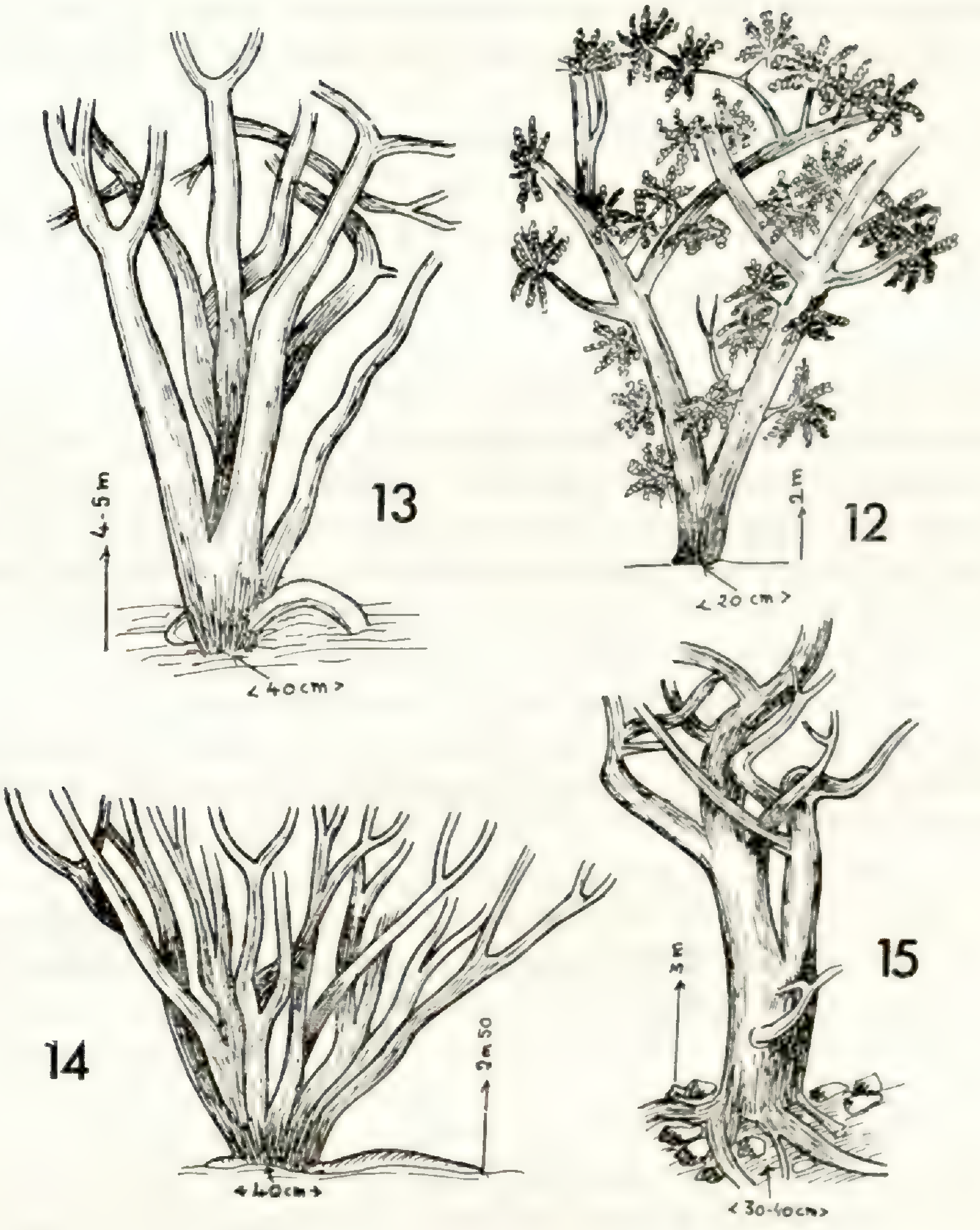


Fig. 12-15. — *Boswellia sacra* (Hadramaout) : 12, station XIII ; 13-15, station XIV.

On retrouve en Éthiopie les mots *mäqar*, *magher*, *makker* mais pour désigner *B. papyrifera* (cf. Lemordant, s.d. : 35, et Mooney, 1963 : 49).

Quant à l'encens d'origine africaine importé au Yémen (principalement comme masticatoire), son nom local a été transcrit : *mati*, *matti*, *mayti*, *maitee*, *maiti*, *meyti*, *maidi*, *meidi*, *meydi*, *meyeti*, *medi* ; je crois avoir entendu *miti*. Ici l'étymologie serait plus claire s'il s'agit d'une allusion à un port exportateur somali Bender Mayt.

2. L'aire de l'encensier sud-arabique

Si l'on tente de définir les principales régions du Hadramaout où est attestée la présence de *Boswellia sacra*, et où ce dernier est encore exploité aujourd'hui, je pense que l'on

peut en accepter quatre : Wadi Du'an ; Wadi Hajr-Yibath ; région Habban-Hautah-Azzan ; arrière-pays montagneux de Mukalla, cette zone se prolongeant évidemment vers le nord-est (stations XI-XV) et se continuant ensuite, certainement, à travers la Mahra jusque dans le Dhofar.

On peut ajouter que plusieurs toponymes peuvent faire allusion à l'encens sud-arabique [1] :

— *Liban*, près Qishn (Mahra) : carte Rickards (1929), G. J., 1931.
— *Libna* (Qalet, Wadi Hajr) : von Wissmann & Höfner, 1953 : 93 et *sqq*.
— *Libna* (T) : Libnat Ba Rashaid, Djôl au sud du Wadi Du'an.

Rappelons aussi que le « *Sariba* » de Pline (« *regio thurifera Sariba appellata* ») située à huit étapes de Shabwa a été rapproché par Groom (1977 : 86) du *Sarab* actuel.

En ce qui concerne le problème historique, je crains un peu, à vrai dire, que quand il s'est agi de retrouver l'origine de l'encens « classique », au lieu de rechercher l'aire de distribution d'une espèce végétale, travail de botaniste, on ait été tenté une fois de plus [2] d'accorder parfois aux textes anciens plus d'exactitude et de précision qu'ils n'en comportaient. D'où tant de commentaires érudits et de savantes exégèses sur des textes dont aucun d'ailleurs n'apporte un témoignage direct, une description notée sur place, des orientations, des distances acceptables. En réalité les renseignements fournis — obtenus à travers combien d'intermédiaires souvent ? — restent en général bien vagues. Le parfum de l'encens embaumant des navires en mer (Diodore) ne peut être qu'une poétique hyperbole car l'arbre est sans odeur [3] ; les nuages et les brouillards de la région productrice (*Periplus*) concernent évidemment les hauts-plateaux, le Djôl, mais ceux-ci s'étendent du Hadramaout occidental au Dhofar, sur plus de 1 000 kilomètres ; quant aux « huit jours » séparant Shabwa du pays des encensiers (Pline), à les supposer conformes au texte original, ils peuvent très bien concerner la distance à partir de laquelle on commence à trouver des encensiers.

Bien entendu l'existence d'une Route de l'encens Qana-Shabwa, etc., n'intéresse que des transports commerciaux, caravaniers et non — ou seulement pour une faible part (p. ex. Wadi Hajr) — l'origine géographique réelle de la marchandise : les caravanes s'enfonçant dans l'intérieur à partir du port de Qana ne pouvaient évidemment emporter que de l'encens arrivé par mer sur la côte himyarite, essentiellement de l'est, des nombreuses escales jalonnant la côte sud-arabique, de Qana au Dhofar, mais probablement aussi de la proche Afrique somalienne où abondent d'autres espèces de *Boswellia*.

Entre Qana et Shabwa l'encens du Wadi Hajr ou du Wadi Du'an pouvait rejoindre le courant principal.

L'idée d'une division des aires productrices en deux provinces, l'une occidentale, l'autre orientale, judicieuse dans son principe, reste sans doute un peu schématique. En effet, il paraît y avoir, plutôt que deux provinces distinctes (en gros : Hadramaout et

1. On peut se demander si la racine LBN n'a pas désigné d'abord le lait : Miller (1969 : 30) n'écrit-il pas : « *libanos* the white or milky incense » ? Et il faut reconnaître qu'à voir perler sur la carre les premières gouttelettes de l'encens la première comparaison venant à l'esprit est avec le lait pour la couleur et, pour la consistance, avec le lait condensé sucré.

2. Comme pour tant d'autres questions, par exemple celle d'éventuelles navigations anciennes sur la côte occidentale d'Afrique.

3. C'est seulement en s'approchant à la toucher d'une écorce entamée qu'on peut reconnaître l'odeur de l'encens.

Dhofar), une seule aire générale, mais à l'intérieur de laquelle la densité des encensiers est assez variée pour que les parties occidentale et orientale de l'aréotype soient, quant au taux de peuplement, très différentes. On peut penser qu'il s'agit en réalité d'un gradient plus ou moins continu, passant des stations tout de même très dispersées de l'ouest aux peuplements plus denses, et par place quasi forestiers, du Dhofar.

Ce qui compte, c'est l'aire globale et ses limites.

Si l'on admet les conclusions taxinomiques de Hepper (1969) et l'autonomie spécifique de l'encensier sud-arabique (*Boswellia sacra* Flückiger, 1867 = *B. carterii* Birdwood, 1870 *pro parte*) on peut, sans modifier beaucoup d'ailleurs les données fournies par von Wissmann dès 1941 (carte 3) admettre une aire dont la limite intérieure, continentale, quitterait la côte vers 55°E pour contourner le Dhofar (et ses trois zones : plaine côtière-montagne (plateau)-steppe), se prolonger à travers le Hadramaout, en passant même assez au nord du Wadi (cf. mes stations IV-V), alors que von Wissmann plaçait la limite nord de l'arbre plus au sud, sur le Djôl, et rejoindre enfin la côte, après avoir passé aux environs de Shabwa, probablement vers 47°E, donc un peu moins loin vers l'ouest que ne le figurait von Wissmann (46°E).

Si l'existence de l'encensier en de nombreux points du Hadramaout se trouve désormais confirmée, à l'intérieur de cette aire il n'est pas douteux que la densité des peuplements doit être variable suivant les régions et comme il faut bien que l'aréotype d'une espèce finisse quelque part il se pourrait bien que, vers le nord, mes stations IV-V représentent une limite extrême.

Nul ne doute que le Dhofar — j'y reviendrai — ne soit, *actuellement* en tous les cas, pour l'espèce une région privilégiée.

Dans le Hadramaout il est évidemment très difficile de se faire une idée de la densité de peuplements en fait le plus souvent linéaires ; à une station donnée on ne rencontre, dans le ravin, que quelques exemplaires à la fois et il faudrait pouvoir suivre la vallée pour effectuer des comptages, et poursuivre ceux-ci dans les thalwegs adjacents, c'est-à-dire, de proche en proche, couvrir la montagne, travail à coup sûr impossible, évidemment.

S'il existait une bonne couverture photographique aérienne, à une échelle adéquate (1/50 000 p. ex.), on pourrait tenter de compter les *mogar* dont les gros exemplaires (feuillus) pourraient peut-être se révéler identifiables.

Je n'ai donc aucune donnée objective sur l'abondance de l'espèce dans la région visitée, où il est toutefois certain que l'encensier ne se présente jamais en peuplements « étalés », comme il peut le faire parfois au Dhofar, ce que montre une photographie publiée par Wendell Phillips en 1966 (face p. 47).

Si l'essentiel des exportations antiques partait de Shabwa vers le nord par la grande piste caravanière Hadramaout-Méditerranée [1], ce point de départ était sans doute alimenté encore non par la route unique décrite par Pline mais par une série d'artères convergentes.

On ne peut en effet qu'approuver Bowen lorsqu'il écrit (1958 : 38) : « Many people have been obssessed with the idea that there was one single route — the incense route — from the southern shores of Arabia to northern Arabia ... There is no reason to assume

1. Une partie de la production, en particulier de celle du Dhofar, empruntait sans doute encore d'autres routes, comme le figurent les cartes de Schmidt (1968 : « the Incense Trail ») et de Wendell Phillips (1966, carte n° 4, p. 181).

that there was ever *one single route* north for the southern shores of Arabia. Undoubtedly there was always several routes in existence ».

Wendell Phillips (1966 : 179) de son côté remarque pertinemment que « there was never one incense road in the sense of Pliny's single narrow road ... but always minor feeder routes and several major overland routes », par exemple : du Wadi Mitan et Fasad vers le nord-ouest en écornant l'Empty Quarter, le long du bord sud de ce dernier vers Shabwa, Marib, etc., enfin en direction du nord-est vers Gerrha.

Si l'on admet que le pays « libanophore » couvrait, ou avait fini par couvrir, à la fois Hadramaout, Mahra et Dhofar pour le Sud-Arabique [1], on comprend aisément que l'encens destiné à la route principale pouvait atteindre celle-ci (à Shabwa en particulier) :

a — *Par voie de terre*

— du Dhofar (ou du Mahra) au Hadramaout par un trajet plus ou moins direct, dont von Wissmann & Höfner donnent quelques éléments (1953 : 141) par le Wadi es-Sôm ou le Wadi Jeshub — le Djôl — le Wadi Jiza, qui mène à al-Ghaida ; Ingrams (1966) figure cette dernière piste sur sa carte. Deux cartes de von Wissmann (1964, fig. 1 et 1975, fig. 1) figurent une piste transversale Hadramaout-Najran, passant un peu au nord de Shabwa.

— de la côte (à partir principalement de l'actuel Seihut) à Shabwa par le Wadi Masila (Bowen, 1958 : 41). Cette piste aurait été suivie du Hadramaout à Saihut (par le Wadi Masilah) par Malik bin Fahn quand il a émigré du Yémen (2e siècle A.D.) (Wendell Phillips, 1971 : 5) [2]. On retrouvera la piste directe Dhofar-Shabwa (ou plus exactement Dhofar-Najran avec figuration sur Shabwa) dans deux cartes de von Wissmann, de 1964 (fig. 1) et de 1975 (fig. 1).

b — *Par voie mixte, maritime et terrestre*

L'encens chargé sur la côte du Dhofar ou du Mahra pouvait débarquer en divers points du littoral et tout spécialement, bien entendu, à Qana, le port le plus proche de Shabwa et tête de ligne, sinon de la « Route de l'encens », du moins d'une des pistes caravanières les plus célèbres.

On n'oubliera pas ici, naturellement, que l'encens somalien a pu, lui aussi, et très tôt peut-être, se voir importé dans l'Arabie du Sud [3].

A l'intérieur de l'aire actuelle de l'espèce il n'est pas douteux que la densité des peuplements doit être variable suivant les régions et il est possible que des stations comme mes n^os^ IV-V par exemple représentent vraiment des limites extrêmes. Nul ne doute que le Dhofar présente des caractères climatiques particuliers, en rapport avec son exposition à la mousson d'été du Sud-Ouest, jouit d'un pluviosité supérieure à celle de l'Hadramaout et possède une végétation manifestement plus riche [4] : le Dhofar est « quite an abnormal

1. Je spécifie, car rien n'empêche de penser que l'encens africain soit apparu très tôt en Arabie.
2. Wendell Phillips (1966 : 179) imagine aussi une piste plus septentrionale à partir des W. Mitan et Fasard, écornant l'Empty Quarter et menant sans doute à Saba-Marib : cf. Schmidt (1968, carte : « The Incense Trail »).
3. Pas nécessairement toujours, d'ailleurs, pour alimenter le commerce d'exportation sur la Méditerranée puisque l'encens africain est parfois plus un masticatoire qu'un parfum à brûler.
4. On attribue généralement cette pluviosité accrue du Dhofar au fait qu'à cette longitude, la côte

feature in this arid coast. It is the only fertile stretch between Aden and Maskat » (Mrs Bent, 1900 : 233). Halliday (1974 : 305) précise même qu'il tomberait 750 mm sur le Dhofar et seulement 75 mm de part et d'autre de cette région privilégiée ; Wendell Phillips (1966 : 168) disait seulement 375 et 125 mm.

Nombreux sont les témoignages sur l'abondance au Dhofar des *mogar* et une richesse de végétation qui fait de cette région une sorte d'enclave plus tropicale et moins aride au milieu d'une steppe semi-désertique.

Carter (1847 : 389) parle de « myriads » de Boswellias dans la « Nejdee »[1].

Bent écrit en 1895 (p. 595) : « The particular district in Arabia which once supplied the ancient world with frankincense is quite a small one ; the industry is still kept up there, and the place is called Dhofar ... The actual libaniferous country is, perhaps, now not much bigger than the Isle of Wight » ; à 3 jours d'Al Hafa on entre dans le pays de l'encens : « this valley was covered for miles with this shrub » ; et il ajoute (p. 603) : « In all there are three districts in the Gara mountains where the tree grows ». Dans le Wadi Gershid il y a même un petit lac, avec des fougères, des oiseaux d'eau et des plantes aquatiques « in abundance », une « dense vegetation », un « veritable paradise » (p. 605) et dans les monts Gara (p. 607) une « rich vegetation ».

On est très surpris, en effet, des descriptions de la végétation du Djebel Qarra au nord de Salalah : Lees (1928 : 457) parle aussi de travertins « decorated by a luxuriant growth of ferns and surrounded by great stately trees ».

Thomas en 1932 apporte à son tour sur le caractère *sui generis* du Dhofar un témoignage direct qu'il semble utile de résumer ici.

Le climat est particulier : la région « owes its unique climate to the « Indian » south-west monsoon, which here makes a preliminary call and during the summer months sprinkles these mountains with a drizzling rain so that the region flows with milk and honey » (p. 8) : les « famous frankincense groves » couvrent « the mountains divide » (p. 8), donc le Djebel Qarra ; le Wadi Arbot (pl. face p. 104) est très boisé et il y a à Sahaur une grotte avec des stalactites (p. 117) ; le Dhofar est « an Arcadia of luxuriant forests..., of perennial streams and sunny meadows, of wide vistas and verdant glades » (p. xxiii) : l'encensier « is found growing, as a commercial crop, only in Central South Arabia between two thousand and two thousand five hundred feet [2] in a region which happens to be identical with the territorial limits of the Qara tribe from long. 55°00'E to long. 55°21'E [3]. Its occurrence on the edge of the unique summer rain belt of Dhofar suggests that climatic conditions favourable to its growth exist nowhere else in the peninsula. If so, this region is not improbably the famous frankincense region of historic Arabia. In any case, the famed groves of the Yemen and Hadhramaut have become insignificant ; the tribes of Dhufar remember them not » (p. 123).

se trouve extérieure à l'écran de la corne nord-orientale de l'Afrique. Par contre, à la remarque formulée par Sir Arnold Wilson (*in* Lees, 1928 : 468) : « Mokalla 100 miles south, does not get the monsoon : Masira a couple of hundred miles north does not get it but Dhofar does », Lees (p. 470) ne peut que répondre : « I can offer no adequate explanation why only Dhofar should receive regular summer monsoon rains ».

1. Carter n'a pas visité lui-même cette partie du Dhofar, qu'il identifie d'ailleurs avec la zone haute de la région, alors que les auteurs ultérieurs décrivent : la bande côtière — la « montagne » — la steppe (Nejd).

2. Si « Central South Arabia » doit signifier Dhofar, l'affirmation est inexacte, on le sait bien aujourd'hui, et, d'autre part, au Mahra et plus à l'ouest on connaît des encensiers poussant à des altitudes bien inférieures, voire (Ras Fartak) au bord de la mer.

3. Cf. p. 136 pour la *véritable* limite occidentale de l'encensier.

Ces peuplements peuvent être relativement denses : « For an hour [1] we passed through a grove of young frankincense trees scarred with the marks of recent milking » (p. 123) [2].

Wendell Phillips (1966) signale la présence dans les Qara Mountains de « lovely seclude little lakes [3] and gorges are rich with tropical ferns and running streams », d'une cascade de 500 pieds, de travertins, de stalactites.

Lavranos (1967*a* : 168, 169 ; 1970) a parfaitement défini l'originalité du Dhofar, possédant un « unique climate, giving rise, in turn, to unique ecological conditions and a most unusual vegetation ». Les monts Qamr, Qara et Samham forment, entre 52°30'E et 55°E, un rempart pouvant dépasser 1 500 m et recevant de juin à septembre de plein fouet les vents humides de la mousson du Sud-Ouest : « Adiabatic cooling leads to condensation with the result that a blanket of cloud hangs over the mountains between apr. the 25th June and 15th September. The cloud-base is usually at 800-1 000 ft. Above this level and to the crest of the mountains an incessant drizzle falls during these three months. » Tout ceci expliquerait « a vegetation which is totally unexpected along the South Arabien coast », avec, sur les pentes sud des reliefs, « a dense deciduous forest », où le *Poinciana elata* est l'une des espèces dominantes.

C'est ici la vraie patrie de l'encensier, qui y pousse « in enormous numbers ».

A son tour Claude Fayein (1971 : 321) décrit le Dhofar comme une région « au climat bien particulier, largement arrosée par la mousson de juin à septembre, protégée des vents chauds du désert par un plateau élevé, couverte de prairies, d'arbres et de troupeaux ».

Rien d'étonnant, en tous les cas, à ce que le Dhofar ait été, et soit encore, une zone privilégiée pour les peuplements d'encensiers, et le centre même de l'aire de ces derniers : plus on s'éloignera du Dhofar, plus se raréfieront les arbres, et vers Habban, Azzan, Maifah, Shabwah, etc., on arrive manifestement au bord de l'aréotype.

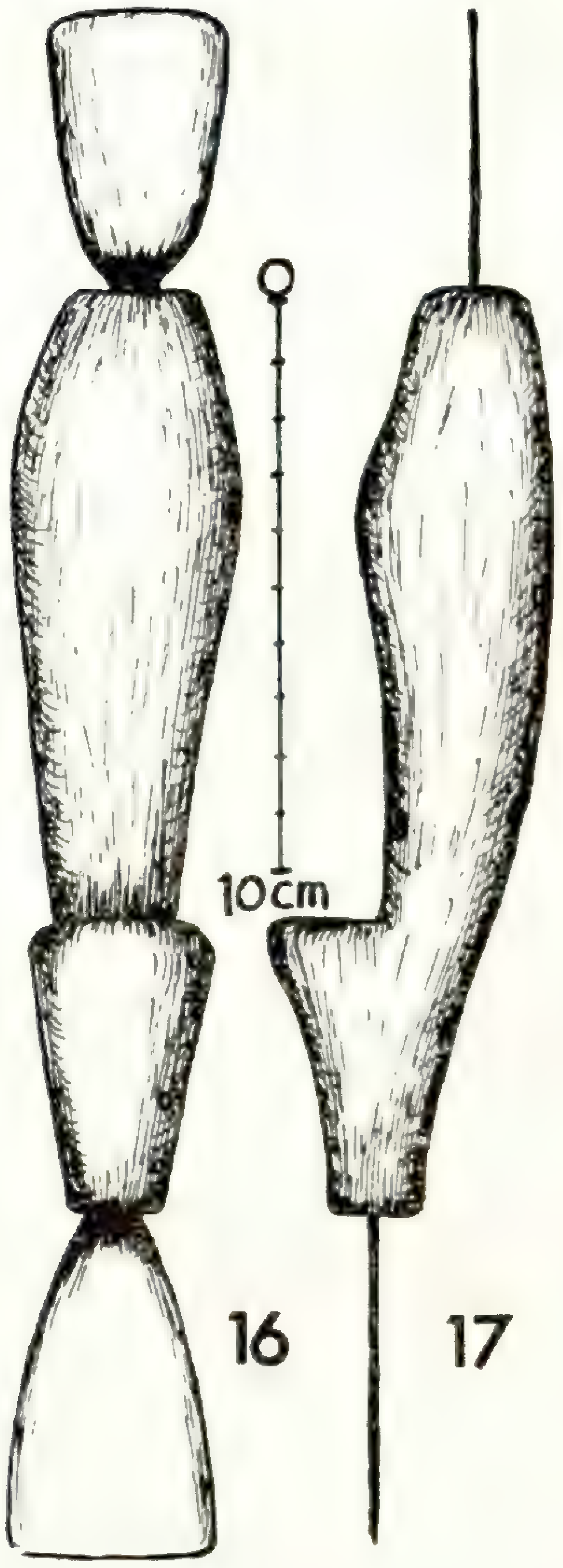
Personne ne sait — ni ne saura jamais — si les encensiers du Hadramaout actuel sont moins nombreux qu'il y a 2 000 ans [4].

A supposer que les peuplements actuels soient plus ou moins demeurés ce qu'ils étaient dans l'Antiquité, pourraient-ils, même intensivement exploités, rendre compte du volume à coup sûr considérable de la production ancienne ? Mais la question n'a sans doute pas grande signification si une large part de l'encens aboutissant au Hadramaout et transitant par ce dernier venait d'ailleurs, Dhofar (et Mahra) bien sûr, mais peut-être même d'Afrique.

3. **L'arbre : biologie et exploitation**

On l'aura noté dans la description des stations : les encensiers en général, et en tous les cas les plus grands exemplaires, poussent dans le lit de ravins au sol caillouteux ou rocheux ; d'autres, parfois, mais plus petits, peuvent se rencontrer sur les cailloutis ou éboulis des versants, plus rarement sur des regs de plateau ; la station IX est la seule où l'espèce (un seul exemplaire, de taille médiocre) a été observée dans un oued plat, avec à

1. 4-5 km.
2. Photo d'un encensier face p. 122.
3. Le « lake Darbat » aurait cependant 2 miles de long ... (*ibidem*, p. 170).
4. Il semble évidemment exclu qu'ils puissent être aujourd'hui plus abondants.



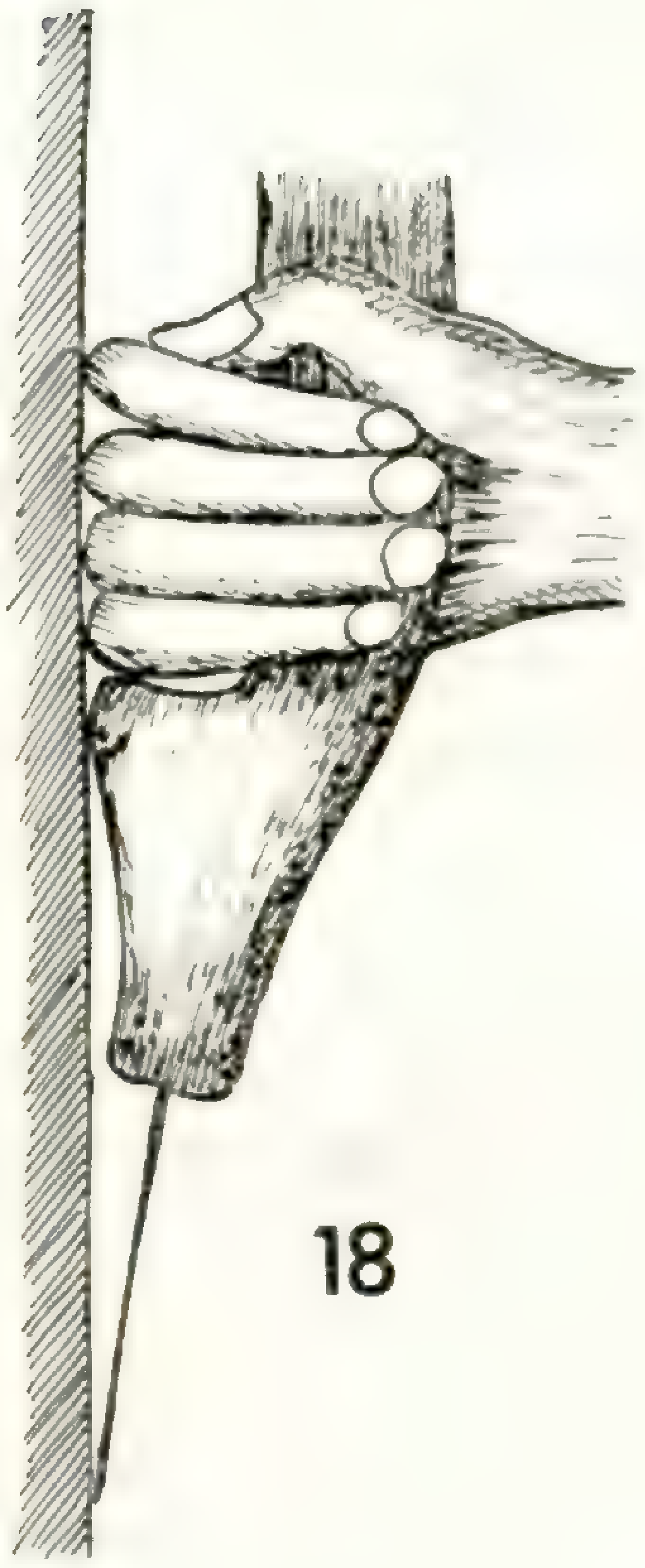


Fig. 16-17. — Couteau-raclette (*manqeb*) des récolteurs d'encens : 16, de face ; 17, de profil.
Fig. 18. — Couteau-raclette (*manqeb*) des récolteurs d'encens : position de l'outil pour l'ouverture d'une carre.

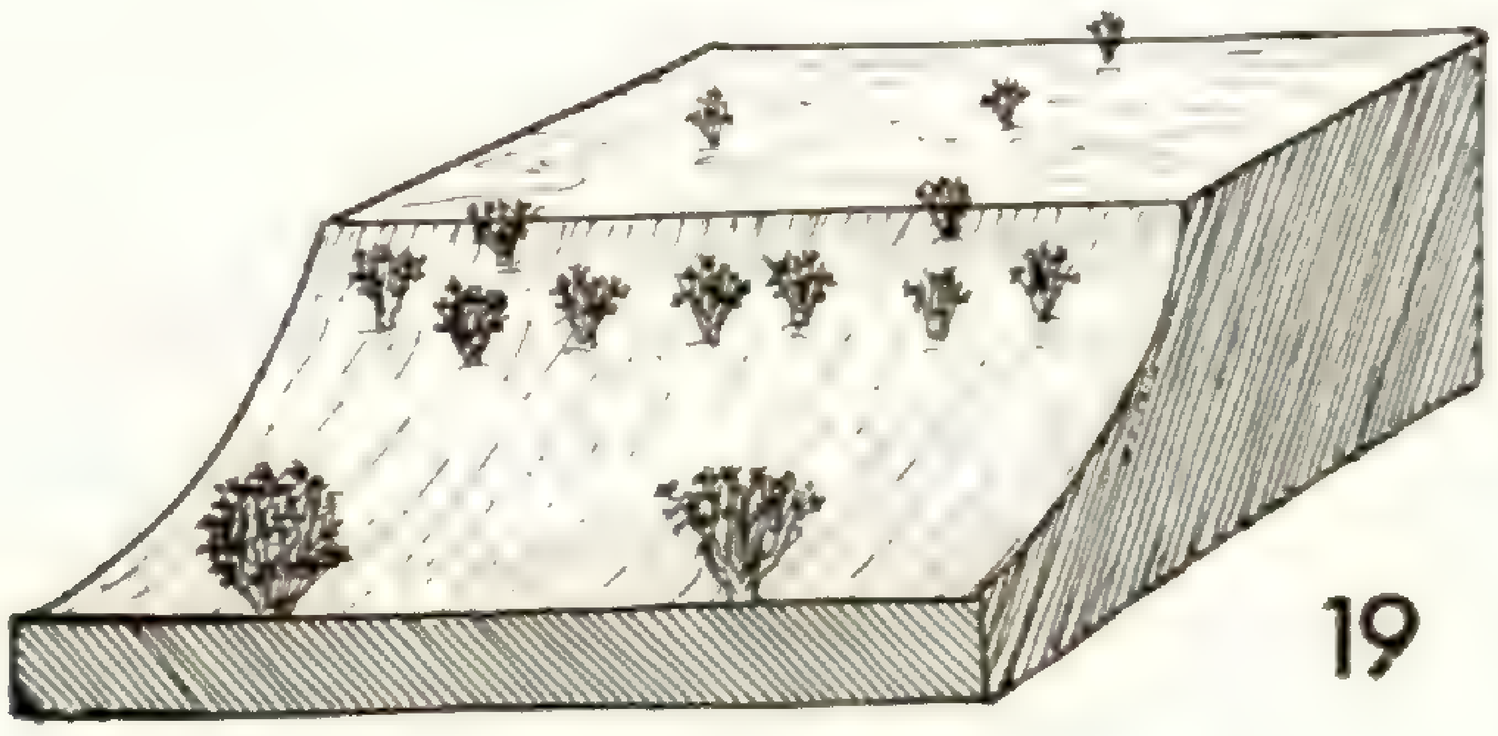


Fig. 19. — Répartition des encensiers à la station III (Aduma/Wasit) : individus petits et rares sur le reg calcaire du plateau ; plus nombreux et de taille moyenne sur la pente ; plus gros, mais isolés, dans le lit de l'oued.

la fois des galets et du sable, non loin d'un fourré de palmiers buissonnants (*Hyphaene*).

Toutes les stations visitées se trouvaient en terrain calcaire, mais cela suffit-il à faire considérer l'encensier comme un calcicole vrai ? Il est difficile d'en décider mais, en tous cas, l'aire de l'espèce semble bien ne pas dépasser celle des affleurements calcaires du Paléocène, de l'Éocène, etc.

L'encensier arabe est manifestement un pétricole et même, très souvent, un chasmophyte et l'on peut le voir pousser sur du roc nu, installé dans des fissures de ce dernier (cf. pl. IV fig. 5).

L'arbre peut se rencontrer depuis le bord de mer, « within a few feet from the sea » à Ras Fartak, écrit Carter en 1870 (*in* Birdwood, p. 136). En altitude il peut dépasser 1 000 m.

Les renseignements obtenus sur place paraissent indiquer que l'arbre fleurit au printemps, donc avant les pluies d'été, comme d'ailleurs, on le sait, beaucoup d'espèces ligneuses de la savane africaine.

Carter signale des fleurs à Merbat le 25 décembre (1844) et d'autres apportées par un bédouin le 22 mai ; par contre le 21 avril 1846, à Ras Fartak, il note des fruits mais pas de fleurs.

En décembre-janvier, tous les exemplaires que j'ai vus étaient abondamment pourvus de feuilles, mais je n'ai trouvé aucun exemplaire fleuri et un seul (station XVI) avec des fruits, d'ailleurs secs, déjà déhiscents, la plupart des capsules et des graines trouvées au sol, sous l'arbre : mélangés à elles se trouvaient quelques boutons floraux desséchés, qui devaient permettre une figuration de la fleur (fig. 20-22).

Il est difficile de préciser la taille des arbres adultes, que Haines (1845 : 119) estime à 15-25 pieds (6-8 m) : les individus dont j'ai tenté d'apprécier la hauteur m'ont paru mesurer, 3-4, 3-4, 5-6, 6-7, 6-7 et même une fois 8-10 m.

Le port de l'encensier sud-yéménite est caractéristique, car l'arbre se ramifie dès la base pour se diviser en tiges d'abord parallèles et verticales (en nombre très variable ; à la station III, 7 exemplaires en avaient : 4, 5, 6, 6, 7, 7, c. 12) puis tendant à s'écarter, de sorte que l'on passe d'un port fasciculé-fastigié à un port étalé-ouvert obconique (ou obpyramidal) très comparable alors à celui de beaucoup d'Acacias africains de type « parasol » ; les figures 1 à 15 montreront des exemples des divers aspects du *Boswellia sacra*.

Si la présence d'un « tronc » est rare elle peut se rencontrer cependant exceptionnellement (fig. 15) : on doit cependant admettre qu'en règle générale un vrai tronc est absent, ce qui justifierait la distinction du *B. sacra* et du *B. carteri*.

Ibn Battouta (1854 : 214), visitant le Dhofar (Zhafar) en 1347, rapporte que les feuilles de l'encensier sont « minces » et que « lorsqu'on pratique des incisions dans celles-ci, il en dégoutte une liqueur (ou plutôt une résine) » : cela semble bien invraisemblable quoique Wendell Phillips (1966 : 283) tienne le fait pour confirmé par un informateur (Eric Macro) [1] : est-il bien certain d'ailleurs que le mot traduit « feuilles » ait bien ce sens ?

Hepper (1969 : 71) supposait que l'encensier sud-arabique pouvait se bouturer ; c'est exact et l'on a vu plus haut la mention de deux localités du Hadramaout où le bouturage a été obtenu. On connaissait d'ailleurs déjà cette possibilité, par Cooke (1874 : 82, d'après Twemlow, *J. agric. hort. Soc. India*, I, 1842 : 290), par Peter (1903 : 513-514 : des exemplaires cultivés à Vienne), et par Hein (1914 : 57).

1. On voudrait connaître la source de ce renseignement surprenant.

Les canaux sécréteurs de la gomme-résine se trouvent, bien entendu, dans la partie profonde de l'écorce, dans le liber secondaire (cf. Dupéron) et le produit obtenu par saignée. Celle-ci entaille l'écorce par une carre ovale-allongée, d'environ 10 × 5 cm, atteignant la couche sécrétrice foncée, de couleur rouille, mais sans toucher le bois central : de la coupe fraîche viennent sourdre immédiatement, comme autant de perles minuscules, des gouttelettes visqueuses d'un blanc opaque que l'on ne saurait plus exactement comparer qu'à du lait condensé épais.

L'outil utilisé, ou *mangeb* [1], est un couteau-raclette, comportant un fût de bois servant de poignée (fig. 16-17 et pl. III, 3) et portant à chaque extrémité une lame d'environ 35 × 45-60 mm, légèrement arrondie au sommet : la lame supérieure, destinée au décollement des larmes d'encens et au grattage des carres lors de la récolte est mousse, tandis que l'inférieure, utilisée pour entamer l'écorce et mettre à nu les tissus sécréteurs, est coupante. La poignée de bois porte vers le bas, au-dessus de la lame tranchante, un amincissement puis une saillie arrondie (sur la face antérieure): ce redan fournit un appui à la main, empêchée de la sorte de glisser lors du coup de taille, mais l'écorce est si tendre qu'on peut se demander si ce dispositif a réellement pour objet de rendre l'incision plus efficace, car on pourrait aussi imaginer que la bosse saillante du manche, en venant toucher l'écorce, assure à la lame l'angle d'attaque le plus favorable en la maintenant dans l'épaisseur de l'écorce sécrétrice tout en l'empêchant d'entamer le bois.

On sait depuis longtemps que les encensiers du Hadramaout ne sont guère exploités par les Yéménites eux-mêmes mais par des Somalis venant dans le pays pour plus ou moins longtemps se livrer à la récolte et au commerce de l'encens (Stark, 1936 : 15 ; Ingrams, 1966 : 336). Les Somalis peuvent apparaître dans une région puis l'abandonner pour des années : ils pénètrent assez loin dans l'intérieur et à Sheruj comme à Khuraibah j'ai eu pour guide un récolteur somali.

Il semble qu'au Dhofar ce soient, au moins *pro parte*, les Bedu du pays qui récoltent l'encens et un mahri énumérait ainsi à Ingrems (1966 : 207) les activités de son clan : razzia, agriculture, « a little incense gathering », élevage de chameaux.

D'ailleurs même plus à l'ouest, sur la côte « shihri », la récolte bédouine n'aurait cessé que récemment et les clans suivants auraient été plus ou moins connus pour leur exploitation des *mogar* : al-Kather, al-'Ahmaru, al-Nehthîn, al-Bâ'abâd et Nahti. Un vieil homme de ces derniers, dans le Wadi Madi, disait faire 800-900 livres d'encens par « campagne », ajoutant que cette activité était tombée en désuétude : le feuillage des *mogar* est brouté par les chameaux et son bois est brûlé.

Les renseignements publiés comme ceux recueillis dans le pays sur l'exploitation, l'intervalle entre saignée et récolte, périodicité des saignées, etc., restent passablement contradictoires.

Tantôt la récolte se ferait (principalement ?) en hiver, tantôt en toute saison, mais avec un temps plus long en hiver (25-30 jours) qu'en été (15 jours) entre saignée et récolte : un Somali parle de 10 saignées par an (?), mais s'agit-il d'entailles nouvelles ou de carres anciennes ravivées ?

Nombre d'auteurs ont noté la distinction au Yémen du Sud entre un encens « bédouin »

1. Déjà mentionné en Somalie par Guidotti en 1930 (p. 535) et par Howes en 1949 (p. 150), sous le nom de *mengaf* et de *mengaff*.

(*lubân bedowi*) et un *lubân mîti*. On notera que l'expression *lubân bedowi* a pu se voir utilisée pour un encens africain (Hepper, 1969 : 72) [1].

Alors que le *lubân bedowi* est utilisé comme encens à brûler, le *lubân mîti*, importé de Somalie, serait principalement un masticatoire, comme nombre d'auteurs l'ont déjà signalé, par exemple Wellsted (1838 : 433, repris par Meyer, 1852 : 134), Flückiger (1879 : 806), Drake-Brockman (1912 : 256) et Guidotti (1930 : 543) ; ce sont en particulier les femmes qui emploient cet encens à mâcher, qui fortifie les gencives et parfume la bouche : le *lubân bedowi* serait trop friable et « brisant » pour servir de masticatoire.

On ne sait à peu près rien des quantités commercialisées. Pour le Dhofar et le Mahra, Stark a publié en 1936 (p. 14) des chiffres pour 1934, atteignant 1 000-1 200 tonnes, au Dhofar : Saudah (250), Mirbât (150-200), Rakhiût (200), Jadib (100-150), Hadhbarm (100), Damghât (100), Dhabât (100) et au Mahra : al-Ghaida (50) et Qishn (200-280) ; l'auteur note cependant que la limite occidentale des exportations serait al-Ghaida (p. 15) ou Saihût (p. 272).

La production actuelle du Hadramaout n'est pas tout à fait négligeable comme en témoignent les quelques données obtenues sur les apports 1977 au marché de Mukalla (chiffres en livres) : février : 900 ; mars : 2 300 ; mai : 1 500 ; juillet : 1 600 ; septembre : 800 ; novembre : 2 210 ; soit, pour 6 mois : 9 210 livres (4 180 kg).

Freya Stark (1934 : 272) parle de « cultivation wherever it would grow » de l'encensier hadrami mais je ne pense pas qu'il existe de preuve d'aucune culture proprement dite de cet arbre, en dehors évidemment de quelques spécimens transplantés parfois dans des jardins.

IV. Notes morphologiques

1. **Fleur** (fig. 20-22, 24) : Celle-ci semble n'avoir été examinée qu'une fois, par Birdwood (1870 : 148, pl. XXX) ; cet auteur signale que les filets staminaux sont insérés « into the side of the disk », alors que la diagnose du genre *Boswellia* (*eod. loco*, p. 143) porte : « stamina basi disci inserta » : il y aurait là une différence significative entre les « variétés » arabe et somali du *B. Carterii* ; Blatter en 1915 (p. 153) spécifie, évidemment d'après Birdwood : « stamens inserted into the side of the disk (in the Arabian variety) », mais on peut s'interroger sur la valeur de ce caractère puisque je trouve dans la fleur d'un spécimen sud-arabique (fig. 21) les filets insérés tout à fait *à la base* du disque, dans le sillon séparant ce dernier des pétales. Le disque (fig. 24) apparaît pourvu d'un lobe plus ou moins prononcé dans chaque espace inter-staminal.

La préfloraison (fig. 22) est cochléaire de type « cochléaire distale » dans la terminologie de J. C. Schoute (*Verhandl. K. Akad. Wetensch. Amsterdam, Afd. Natuurkunde* (Tweede Sectie), Deel XXXIV, no. 4, 1935 : 24).

2. **Fruit et graine** (fig. 26-32) : Ces quelques images suffiront à donner une idée du fruit, tantôt à 3, tantôt à 4 valves, de sa columelle ailée, de son vestige de style, etc., la graine (fig. 39-40), plus ou moins tétraédrique, couverte d'un tomentum ras, est entourée d'une aile ovalaire très mince et qui disparaîtra vite tant elle est fragile ; cette aile n'est

1. Par contre il semble peu vraisemblable qu'un produit africain puisse être appelé « Sheheri », puisqu'il s'agit de la côte de Shihr (Sud-Yémen).

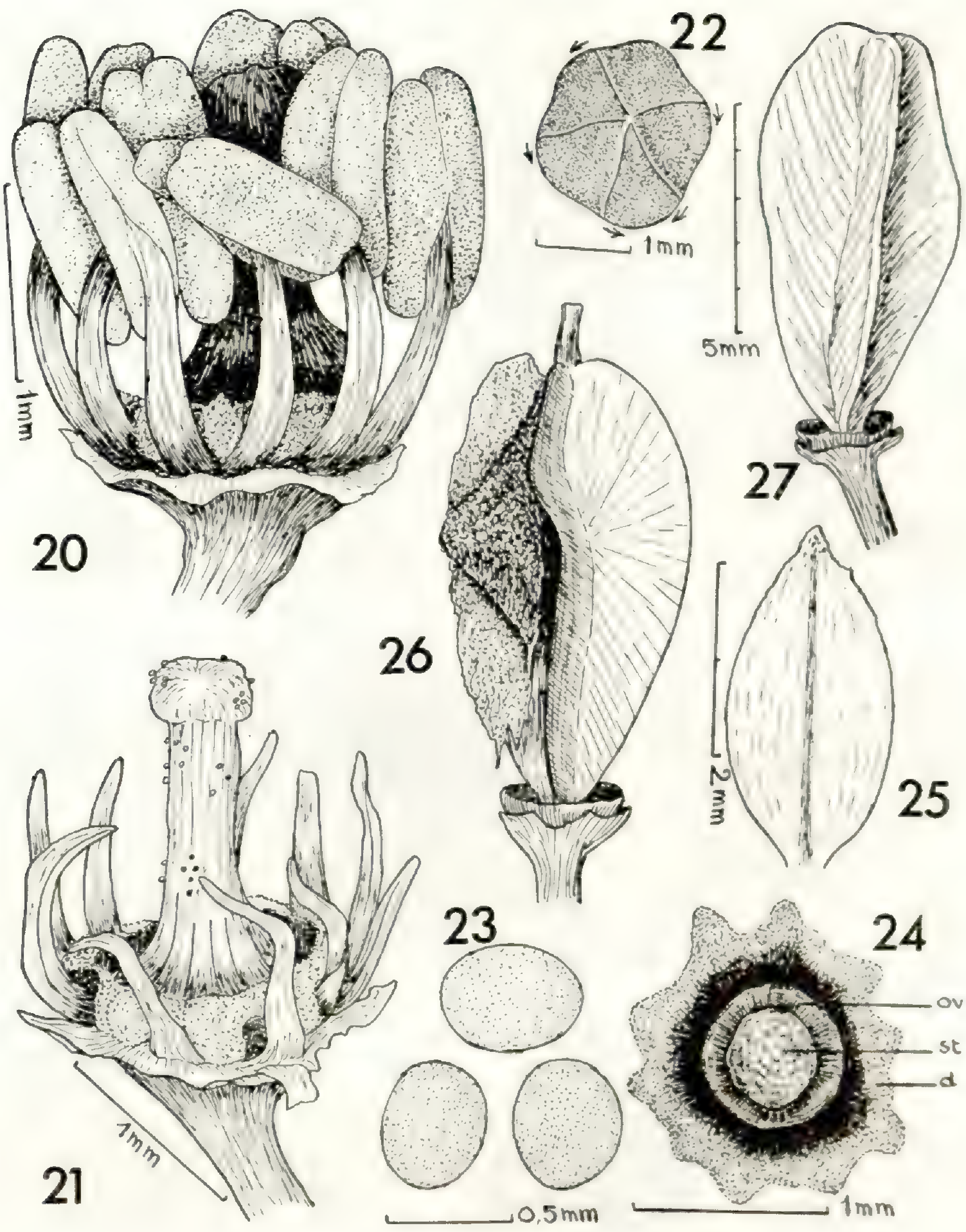


FIG. 20-27. — *Boswellia sacra* (station XVI) : 20, fleur (périanthe supprimé) ; 21, fleur (sans le périanthe), étamines réduites aux filets (anthères tombées) ; 22, bouton floral, montrant la préfloraison cochléaire ; 23, pollen ; 24, centre de la fleur en vue apicale (ov, ovaire ; st, style ; d, disque) ; 25, pétale ; 26, fruit mûr, avec une graine ; 27, fruit mûr, réduit à sa columelle ailée.

pas représentée sur la figure 107 D d'ENGLER (1964). Sur un axe fructifère portant 26 fruits, j'en ai trouvé 13 à 3 valves (fig. 48) et 13 aussi à 4 valves (fig. 47), mais sur 130 fruits (recueillis sous le même arbre) j'en compte 34 à 4 valves pour 96 à 3 valves.

3. **Plantule** (fig. 45-46) : LUBBOCK (1892 : 332) avait déjà fait remarquer que la plantule de *Boswellia* possédait un cotylédon « multifid », ressemblant un peu à celui du genre *Tilia* (*eod. loco*, p. 53, fig. 101). Des graines du Hadramaout ayant germé à Paris, je puis donner une figure : les nervures, à la face externe (inférieure), des 5 lobes (2 + 1 + 2) et les bords de ces derniers sont roses.

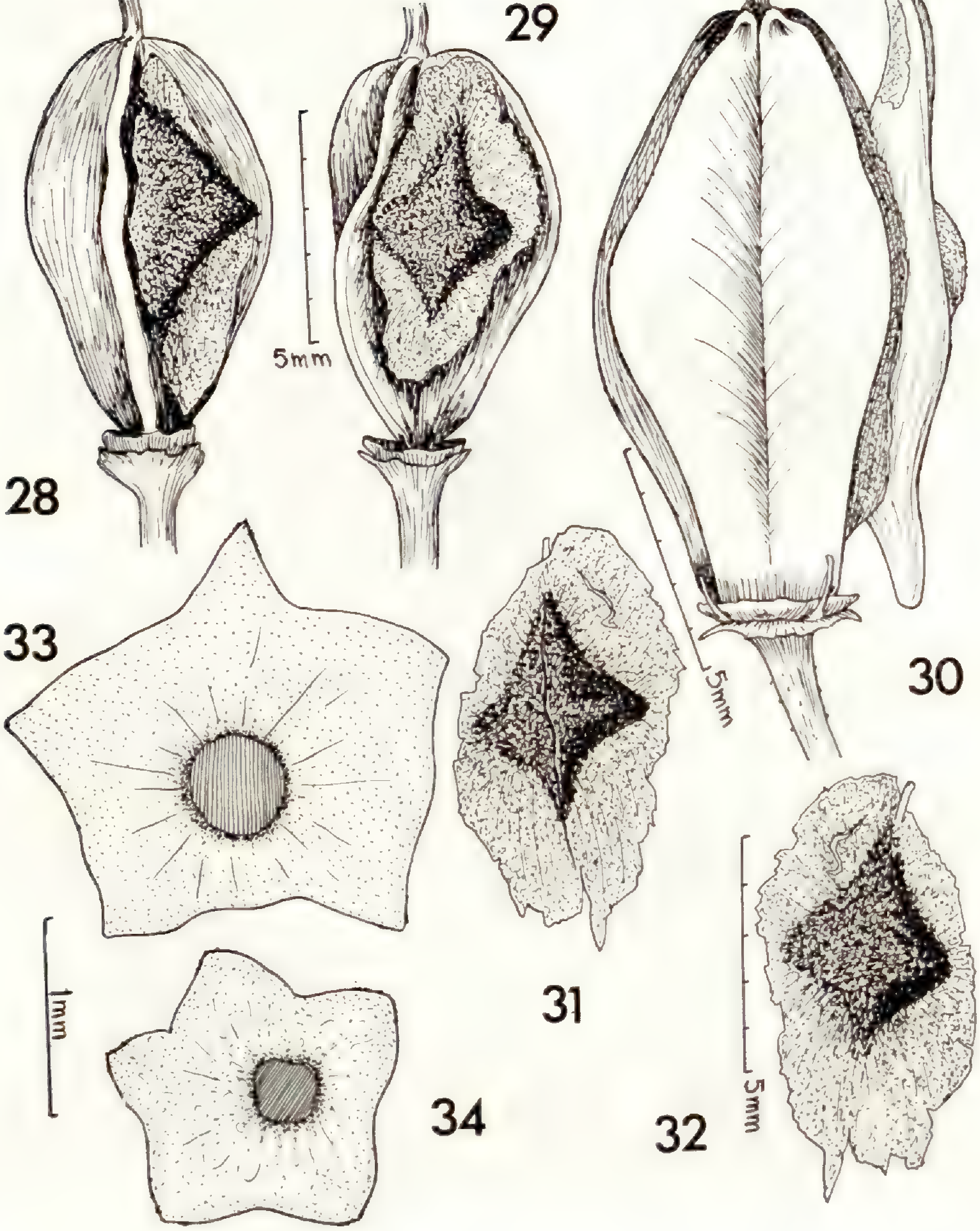


Fig. 28-34. — *Boswellia sacra* (station XVI) : 28-29, fruits mûrs, avec une graine ; 30, fruit mûr, avec une des valves encore en place ; 31-32, graines ; 33-34, calice, vu par sa face inférieure.

4. **Feuille** (fig. 35-38, 41-43) : face supérieure vernissée-luisante, avec de gros poils rigides, aciculaires (fig. 37), parfois géminés (fig. 42), et dont la base se trouve articulée sur le limbe, ou plus exactement *dans* celui-ci, par une sorte d'ergot rétréci (fig. 42-43), les cellules épidermiques entourant l'insertion du poil présentent des épaississements linéaires radiés (fig. 38, 41).

5. **Tige** (fig. 49-50) : Kempthorne (1844 : 427-428) décrivait pour un encensier de Somalie une écorce à 4 couches : 1, très mince (cf. *Betulus*) ; 2-3, cf. « oiled letter-paper »,

pouvant servir de support à une écriture ; 4, interne, d'environ 1 inch d'épaisseur (« dull red »), contenant les canaux sécréteurs. Chez *Boswellia sacra* il semble que l'on puisse reconnaître 5 couches superposées dans l'écorce : 3 couches papyracées d'une extrême minceur,

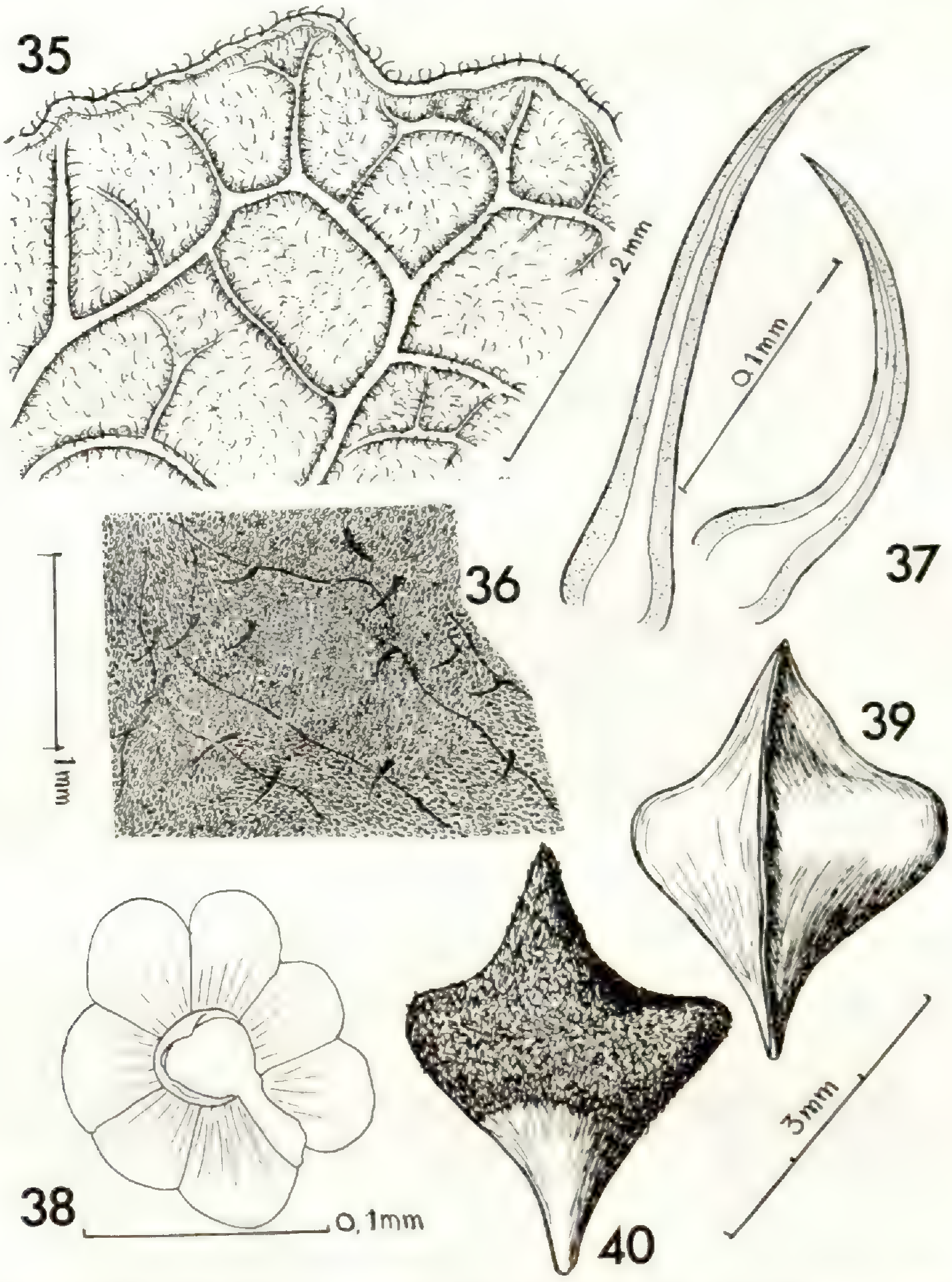


FIG. 35-40. — *Boswellia sacra* (station XVI) : 35, limbe foliaire, face inférieure ; 36, *idem*, face supérieure ; 37, *idem*, *idem*, poils ; 38, *idem*, *idem*, base d'un poil ; 39, graine, face columellaire ; 40, *idem*, face externe.

plus ou moins translucides et tendant à s'exfolier spontanément ; 1 couche verte, chlorophyllienne, plus ou moins adhérente à la couche suivante ; la couche sécrétrice (pouvant sans doute atteindre sur le tronc plusieurs centimètres d'épaisseur), d'un brun rougeâtre.

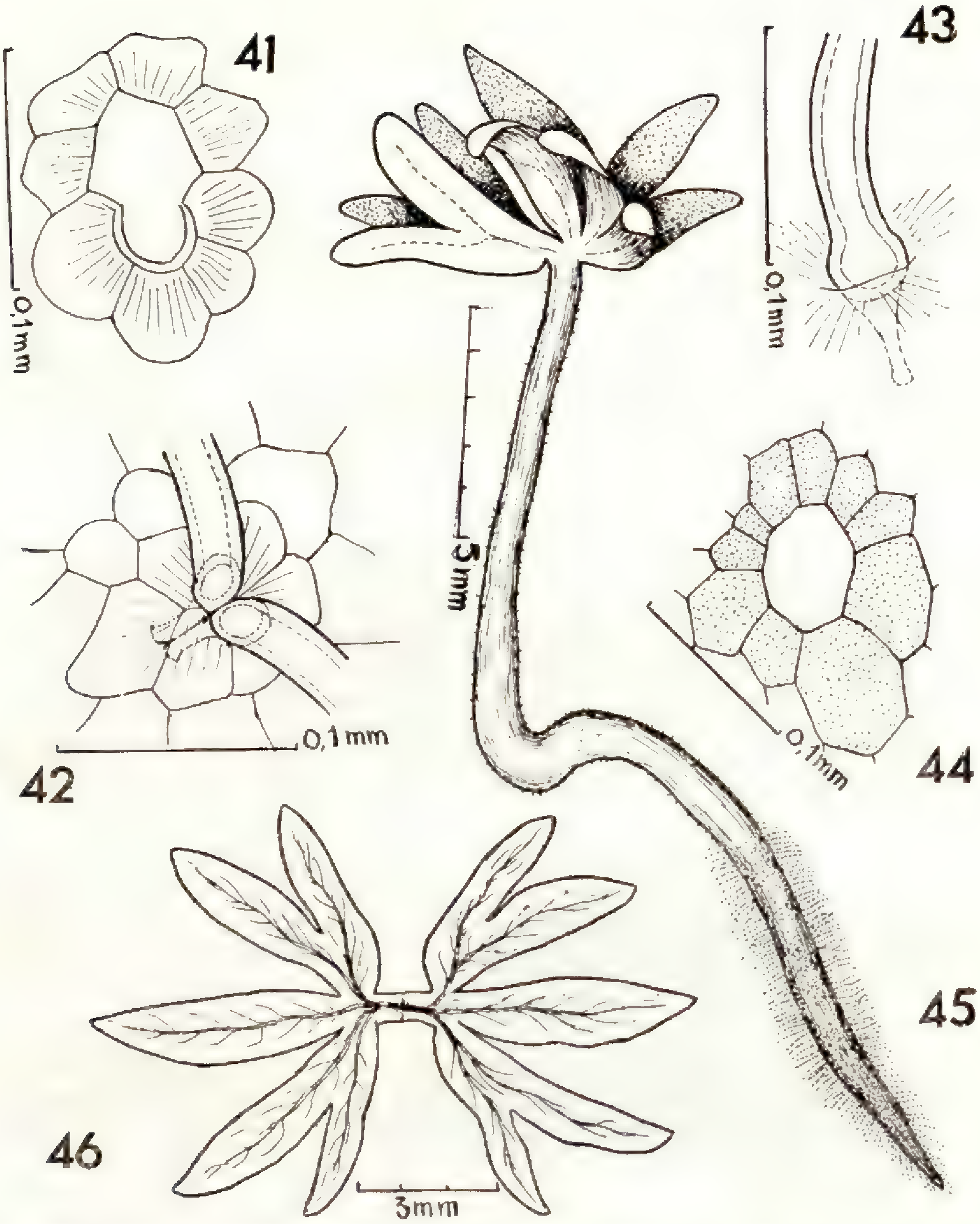


FIG. 41-46. — *Boswellia sacra* (station XVI) : 41, épiderme foliaire supérieur, base d'un poil ; 42, *idem*, base d'un poil géminé ; 43, *idem*, base d'un poil isolé ; 44, canal sécréteur, schizogène, dans la moelle d'un rameau ; 45, plantule (obtenue à Paris) ; 46, *idem*, cotylédons, en vue apicale.

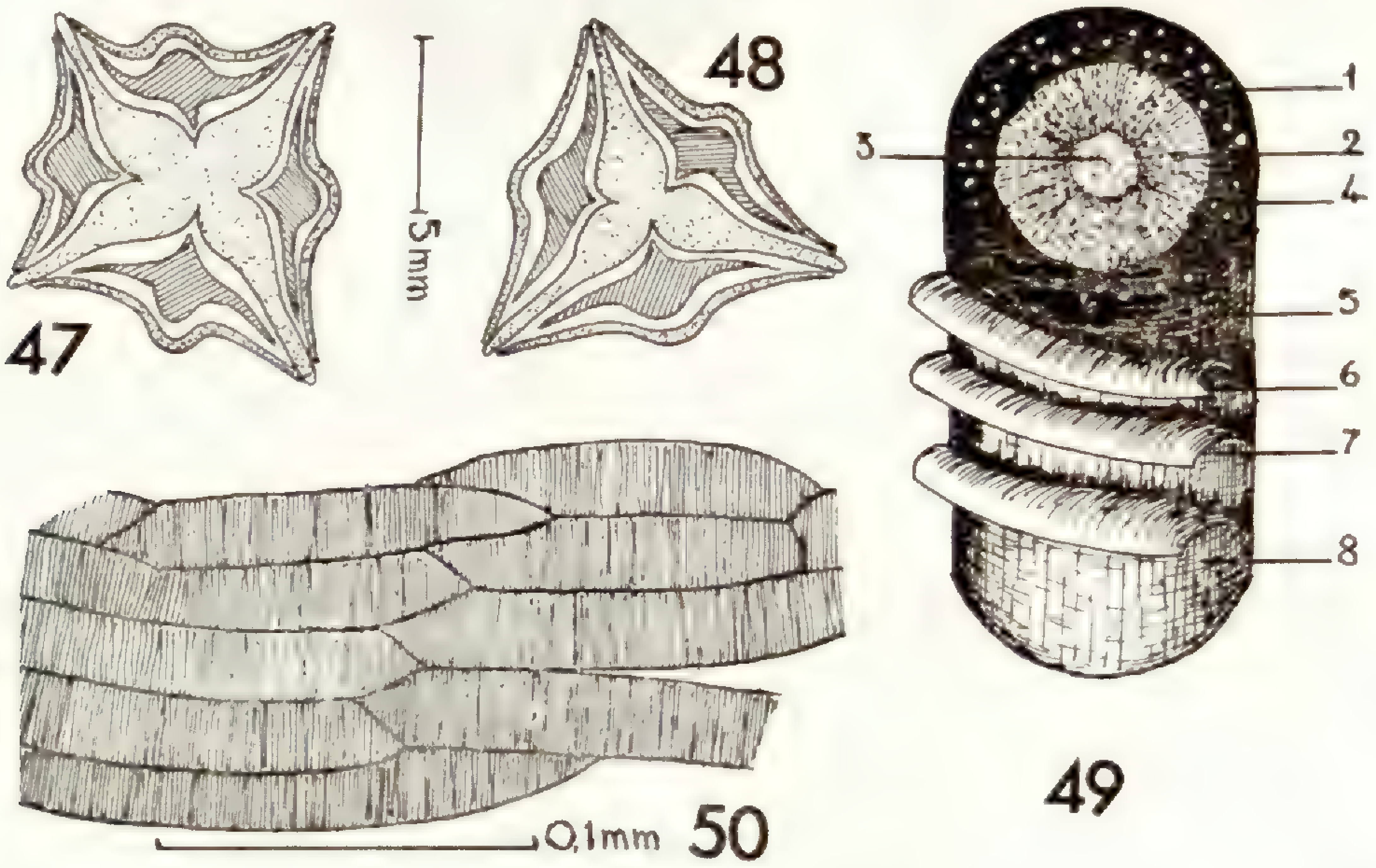


FIG. 47-50. — *Boswellia sacra* (Hadramaout) : 47, coupe d'un fruit 4-valvé, station XVI (les 4 graines hachurées) ; 48, coupe d'un fruit 3-valvé, *eod. loco* ; 49, schéma de la structure d'un rameau (1, canal sécréteur ; 2, bois ; 3, moelle ; 4, couche sécrétrice ; 5, couche chlorophyllienne ; 6-8, les 3 couches papyracées) ; 50, cellules à parois striées du rhytidome.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAKER, J. G., and S. LE M. MOORE, 1877. — Descriptive notes on a few of Hildebrandt's East African Plants. *J. Bot., Lond.* (N. S.), **6** : 65-72, pl. 185, fig. 1 et *a-d*. — Anatomie de la tige de *Boswellia neglecta*, nov. sp., Hildebrandt 1508.

BALSAN, François, 1964-65. — Aromates et tribus Medjerten de la Corne d'Afrique (Nord-Somali). *Ethnographie* (Paris) : 119-129, 1 carte, 4 pl. phot.

BARY, A. DE, 1877. — Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Ferne. Leipzig, XVI + 663 p., 241 fig. — Écorce de *Boswellia papyrifera* : p. 116, 117, 118, 119, 121, 566.

BENT, J. Théodore, 1894. — Expedition to the Hadramut. *Geogrl J.*, **4** (4) : 315-333, 2 phot., 1 carte h.-t.

— 1895. — Exploration of the Frankincense Country, Southern Arabia. *Geogrl J.*, **6** : 109-134, 8 fig. n. num., 1 carte h.-t.

— 1895*a*. — The land of frankincense and myrrhe. *Nineteenth Century*, **38**, n° 224, oct. 1895 : 595-613.

BENT, Mrs Th., 1900. — Southern Arabia. London, XII + 455 p., portr. front., 24 pls, 6 cartes. — Le livre est le plus souvent attribué à Théodore BENT, ou à celui-ci « and Mrs Theodore BENT » ; il s'agit en réalité d'un livre posthume, rédigé par la veuve de l'explorateur ; même si celle-ci a pu largement utiliser les notes ou les articles antérieurs de son mari, elle me semble devoir être considérée comme l'auteur de l'ouvrage .— Encens, p. 89, 233, 234, 252-254.

BENTLEY, Robert, and Henry TRIMEN, 1880. — Medicinal Plants being the Descriptions with original Figures of the principal Plants employed in Medicine ... London, (non paginé) : I, XXII + n^{os} 1-69. — II, n^{os} 70-146. — III, n^{os} 147-227. — IV, n^{os} 228-306. — Atlas, pl. 1-306 + 10 p. (index).

BIRDWOOD, George, 1870. — On the Genus *Boswellia*, with Descriptions and Figures of three new Species. *Trans. Linn. Soc. Lond.*, **28** [« 1871 » = 1869-71], Part II : 111-148, pl. 29-32.

BLATTER, Ethelbert, 1914-1916. — Flora of Aden. *Rec. bot. Surv. India*, **7**, n° 1, 1914 : I-II + 1-80, 4 fig. n. num., 5 pl. phot., 1 carte h.-t. couleur. — n° 2, 1915 : 81-336. — n° 3, 1916 : 337-418 + I-XIX (index), 2 fig. n. num., 1 carte h.-t. coul.

— 1919-36. — Flora arabica, Part I. *Rec. bot. Surv. India*, **8**, n° 1, 1919 : 1-123. — Part II, *ibidem*, n° 2, 1921 : 123-282, 1 carte h.-t. — Part III, *ibidem*, n° 3, 1921 : 283-365. — Part IV, *ibidem*, n° 4, 1923 : 365-450. — [Flora arabica. The Botanical Exploration of Arabia, *ibidem*, n° 5, 1933 : 451-491]. — Part V, *ibidem*, n° 6, 1936 : 450-519 + I-XLIX (index).

BOWEN, Richard Le Baron, 1958. — Ancient trade routes in South Arabia. *In* : Archaeological Discoveries in South Arabia, Baltimore : 35-42, 1 carte h.-t.

CARTER, H. J., 1847. — A Description of the Frankincense Tree of Arabia with Remarks on the Misplacement of the « Libanophorous Region » in Ptolemy's Geography. *J. Bombay Brch. R. Asiat. Soc.*, **2**, 1848 (1844-1847), n° XI, July 1847 : 380-390, pl. XXIII (coul. *p. parte*).

CHIOVENDA, Emilio, 1932. — Flora Somala II. *Lav. Ist. bot. R. Univ. Modena*, XVI + 482, fig. 1-247.

COLEBROKE, H. T., 1807. — On Olibanum of Frankincense. *Asiatick Researches* (Calcutta), **9** : 377-382, 1 pl. coul. (*Boswellia serrata*).

COOKE, M. C., 1874. — Report by Dr M. C. Cooke on the Gums, Resins, Oleo-Resins, and Resinous Products in the India Museum, or produced in India. London, India Museum, IV + 152 p., pl. I-IV. — Reproduit une partie de l'article de BIRDWOOD (1870).

CRAUFURD, C., 1919. — The Dhofar Districts. *Geogrl. J.*, **53** (2) : 97-105, 2 pl. phot.

CRUTTENDEN, C. J., 1946. — Report on the Mijjertheyn Tribe of Somalies, inhabiting the district forming the North-East point of Africa. *Trans. Bombay geogr. Soc.*, **1** : 111-126.

DRAGENDORFF, Georg, 1898. — Die Heilpflanzen der verschieden Völker und Zeiten, ihre Anwendung, wesentlichen Bestandtheile und Geschichte. Stuttgart, VI + 885. — Le *Boswellia* sud-arabique n'est pas cité, le *Boswellia Charteri* (sic) n'étant indiqué (p. 366) que de Somalie.

DRAKE-BROCKMAN, Ralph E., 1912. — British Somaliland. London, XVI + 334 p., 25 figs, 74 pls. — Encens, p. 256-258.

DUPÉRON, J., 1979. — Contribution à l'étude de *Boswellia sacra* : anatomie de la plantule et de la tige âgée. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **1**, sect. B, n° 3 : 171-189.

ENGLER, Ad., 1883. — Burseraceae : 1-169, pl. I-III. *In* : A. et C. DE CANDOLLE, Monogr. Phaner., IV, 1883.

— 1896. — Burseraceae. *Nat. Pfl. Fam.*, 1re éd., III, 4, Febr. 1896 : 230-257, fig. 134-150, 1 pl.

— 1913. — Die Verbreitung der afrikanischen Burseraceen in Verhältnis zu ihrer systematischen Gliederung und die Einteilung der Gattung *Commiphora*. *Bot. Jb.*, **48** : 443-490, fig. 1-5.

— 1931. — Burseraceae. *Nat. Pfl. Fam.*, 2e éd., 19a : 405-457, fig. 191-220.

— 1964. — Syllabus der Pflanzenfamilien. 12e éd., par H. Melchior, Berlin, 1964, t. I, 2 ff. + 666 p., 249 figs, 1 carte h.-t. — Rutales (*incl.* Burseraceae) par H. SCHOLZ : 262-277.

FAYEIN, Claudie, 1971. — La vie pastorale au Dhofar. *Objets Mondes*, **11** (4) : 321-332 13 phot.

FLÜCKIGER, F. A., 1864. — Ueber den Weihrauchbaum. *Schweiz. Wochschr. Chem. Pharm.*, **2** (19) 13 mai 1864 : 129-135, et (20) 20 mai 1864 : 137-141 ; (« mit einer Tafel », repr. la figure de CARTER (1847) : absente dans l'exemplaire consulté).

— 1867. — Lehrbuch der Pharmakognosie des Pflanzenreiches der Naturgeschichte der wichtigern Arzneistoffe vegetabilischen Ursprunges... Berlin, XXVIII + 748 p.

— 1878. — Note on Luban Mati and Olibanum. *Pharmac. J. Trans.*, (3), **8**, 1877-78, April 6 1878 : 805-808, 1 carte.

— 1883. — Pharmakognosie des Pflanzenreiches. 2te Auflage, Berlin, 1883, XVII + 1049 p.

FLÜCKIGER, F. A., and Daniel HANBURY, 1874. — Pharmacographia. A History of the principal Drugs of vegetable Origin... London, XX + 704 p.

FLÜCKIGER, F. A., and Daniel HANBURY, 1878. — Histoire des drogues d'origine végétale. Trad. et notes de Y.-L. DE LANESSAN, Paris, I, XII + 667 p., fig. 1-129 *ter*.

FORSTER, Charles, 1844. — The historical geography of Arabia ... London, I : LXXXIII + 357 p. et II : 1-509, figs, cartes. — Encens : *passim*.

GLASER, E., 1890. — Skizze der Geschichte und Geographie Arabiens von den ältesten Zeiten bis zum Propheten Muhammad. Berlin, t. 2, 575 p.

GLOVER, P. E., 1947. — A provisional check-list of British and Italian Somaliland. Trees, Shurbs and Herbs ... London, XXVIII + 446 p., XIII pl., 1 h.-t., 1 carte, 2 profils.

GROHMANN, Adolf, 1922. — Südarabien als Wirtschaftsgebiet. 1. Teil (Osten und Orient, 1. Reihe : Forschungen, 4. Band), Wien, XXI + 272 p., XVIII pls. — Important ; encens, p. 122-148, avec un historique détaillé.

GROOM, Nigel, 1977. — The frankincense region. *Proc. Seminar Arab. Stud.*, **7** : 78-79, 2 cartes.

GUIDOTTI, Rolando, 1930. — L'incenso della Migiurtinia. *Agric. col.*, **24** (10) : 530-544, 2 figs, 1 tabl., 4 pls (p. 533 [III], 534, 539 [IV] et 540), 1 carte.

— 1930*a*. — L'incenso. *Revta ital. Essenze Profumi*, **8** (10) : 218-222. — Non consulté.

GUILLAUMIN, André, 1909. — Recherches sur la structure et le développement des Burséracées, application à la systématique. *Annls Sc. nat.*, Bot., (9), **10** : 201-302, fig. 1-62.

— 1910. — Les produits utiles des Burséracées. Bois, Myrrhes, Encens, Elémis et leurs applications industrielles et pharmaceutiques, Paris, Challamel, 73 p. (+ 66 bis), 19 fig. n. num.

— 1923. — Les Encens : Gommes-Résines aromatiques. *La Parfumerie moderne* : 103-106, fig. 1-8.

Haines, 1845. — Stafford Bettersworth. Memoir of the South and East Coasts of Arabia, Part II, *J. R. Geogr. Soc.*, **15** : 104-160, 1 carte h.-t.

Halbey, 1898. — Ueber das Olibanum. *In* : A. Tschirch, Untersuchungen über die Sekrete. *Arch. Pharm. Berl.*, **236** : 487-503.

Halliday, Fred, 1974. — Arabia without Sultane. Penguin Books, 527 p., 12 phot., 16 cartes.

Harris, W. C., 1844. — The Highland of Aethiopia. London, I, xix + 428 p., front. carte. — II, xi + 430, front. — III, xi + 436 p., front coul. avec : Appendix n° III, Description of the frankincense tree, as found near Cape Guardufoi, on the Somali coast, by Cap. G. B. Kempthorne : 426-428.

Hein, Wilhelm, 1914. — Südarabische Itinerare erkundet von Wilhelm Hein. *Mitt. K. K. Geogr. Ges. Wien*, **57** : 32-58, pl. I-IIII. — Les p. 32-35 sont de Maria Hein.

Hepper, F. Nigel, 1969. — Arabian and African Frankincense Trees. *J. Egypt. Archaeol.*, **55** : 66-72, pl. XII-XV.

Hildebrandt, J. M., 1878. — [Note sur l'encens et la myrrhe]. *Sber. Ges. naturf. Freunde Berl.*, 19 nov. 1878 : 195-197.

Hirsch, Leo, 1894. — A journey in Hadramaut. *Geogrl J.*, **3** (3) : 196-205, 1 carte.

— 1897. — Reisen in Süd-Arabien, Mahra-Land and Hadramut. Leiden, 1897, xii + 232 p., 2 pl. n. num., 1 carte h.-t.

Höhnel, 1878. — Über Kork und verkorkte Gewebe überhaupt., *Sber. Akad. Wiss. Wien*, math-nat. Cl, **76**, Abth. I, Jahrgang 1877 [1878], Heft 9 : 507-662, pl. I-II. — Important pour l'anatomie corticale des *Boswellia* (*B. papyrifera*) : 531, 532, 536, 547, 553, 583, 584-585, 586, 589, 601, 602, 605-606, 619, 620-621.

Holmes, Mr., 1882. — [Montre des *Boswellia* de l'herbier Hambourg]. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, 1875-1880 [1882], p. xxiv.

Howes, F., 1949. — Vegetable Gums and Resins. Waltham Chronica Bot. Co., Pl. Sc. Books, vol. XX, xxii + 188 p., 3 pl. n. num., 39 fig., vignettes. — Au chapitre xvi : Frankincense and Myrrh (p. 149-153, fig. 31-33), il n'est pas question des Boswellias sud-arabiques ; le *B. carteri* de Somalie est cité (p. 149, 150) et figuré (fig. 31) d'après Cooke, 1874.

Ibn Battuta, 1968. — Voyages. Texte et trad. C. Defremery et B. R. Sanguinetti, Paris, 1854, réimpr. 1968, xiv + 489 p.

— *Index londinensis*. Oxford, I, 1929, xx + 547 p. — P. 479 : *Boswellia Carteri* (17 références à des illustrations !).

Ingrams, Harold, 1944. — From Cana (Husr Ghorab) to Sabbatha (Shabwa). *Jl R. asiat. Soc.* : 169-185, pl. XVI-XVIII.

— 1966. — Arabia and the Isles. London, John Murray, 3e éd., x + 400 p., 31 pl., 1 carte. — Chapitre xxxiv : « The Incense Road » (p. 327-347).

Jacob de Cordemoy, Hubert, 1899 [et 1900]. — Gommes, résines d'origine exotique et végétaux qui les produisent dans les colonies françaises. *Annls Inst. col. Marseille*, 7e année, **6** (2) : 313 p., 47 fig. (et 1900, Paris, Challamel, même pagination).

Kempthorne, G. B., 1844. — Cf. Harris.

Kinder, Hermann, & Werner Hilgemann, 1969. — Grand atlas historique (adaptation de P. Mougenot). Paris, 1968 [1969], 599 p.

Lavranos, J. J., 1967. — Notes on the succulent flora of Southern Arabia (with descriptions of new taxa). *Cactus and Succulent Journal of America*, **39** (4) : 123-127, fig. 1-8.

— 1967*a*. — Notes on the succulent flora of Southern Arabia (with descriptions of new taxa). *Cactus and Succulent Journal of America*, **39** (5) : 167-171, fig. 1-7.

LEMORDANT, D., s.d. — Les plantes éthiopiennes. [Addis Ababa], 104 p., 1 carte.

LEVESQUE, E., 1899. — Encens, col. 1768-1775, fig. 559-562. *In* : F. VIGOUROUX, éd., Dictionnaire de la Bible, II (C-F), Paris.

LUBBOCK, John, 1892. — A Contribution to our Knowledge of Seedlings. London, I, VIII + 608 p., figs 1-391 et II, 646 p., figs 392-683.

MALTZAN, Heinrich Freiherr VON, 1873. — Reise nach Südarabien (1870) und Geographische Forschungen im und über den südwestlichsten Theil Arabiens. Braunschweig, VIII + 422 p., 1 carte h.-t.

MARCHAND, L., 1866-67. — Recherches pour servir à l'histoire des Burséracées. *Adansonia*, **7** : 258-266, pl. VIII (coul.). — Anatomie de la tige du *Balsamodendron Myrrha*.

— 1867-68*a*. — *Idem* (suite), *ibidem*, **8** : 17-71, pl. I-IV. — Anatomie du *Balsamodendron africanum*, etc.

— 1867-68*b*. — Recherches sur l'organisation des Burséracées. *Ibidem*, **8** : 74-81, pl. II. — Anatomie du *Balsamodendron africanum*.

METCALF, C. R., & L. CHALK, 1950. — Anatomy of the Dicotyledons... Oxford, I p. I-LXIV + 1-724, figs. 1-167 et II, p. 725-1500, fig. 168-317.

MEULEN, D. VAN DER, & H. VON WISSMANN, 1964. — Hadramaut. Some of its mysteries unveiled. De Goeje Fund, nº IX, Leiden, Brill [1932], repr. 1964, XXVI + 248 p., 97 phot. n. num., 10 figs. n. num., 1 carte h.-t.

MEYER, Ernst H. F., 1852. — Botanische Erläuterungen zu Strabons Geographie und einem Fragment des Dikäarchos. Königsberg, VIII + 214 p. — Encens de *Boswellia*, p. 130-139.

MILES, S. B., & Werner MUNZIGER, 1871. — An Account of an Excursion into the Interior of Southern Arabia. *Jl R. Geogr. Soc.*, **41** : 210-245, 1 carte h.-t., 3 fig. n. num. [MUNZIGER's Report, p. 237-245].

MILLER, J. Innes, 1969. — The spice trade of the Roman Empire, 29 B. C. to A. D. 641. Oxford, Clarendon Press, 1969, XXIII + 294 p., 4 pls, 9 cartes.

MOHL, Hugo VON, 1861. — Ueber das Kieselskelett lebender Pflanzenzellen. *Bot. Ztg*, **19** (30), 26 Juli 1861 : 209-215. — Nº 31, 2 August 1861 : 217-221 ; nº 32, 9 August. — Anatomie du rhytidome de *Boswellia papyracea* : 229.

MOONEY, H. F., 1963. — A Glossary of Ethiopian Plants Names. Dublin Univ. Press, VII + 81 p.

MÜLLER, David, Oskar SIMONY und Franz KOSSMAT, 1899. — The Austrian Expedition to Southern Arabia and Sokotra. *Geogrl J.*, **13** (6) : 638-640.

MÜLLER, Walter W., 1969. — Alt-Südarabien als Weihrauchland. *Theologische Quartalschrift*, **149.** Jahrgang, 4. Quartalheft : 350-368.

— 1976. — Notes on the of Frankincense in South Arabia. *Proc. Seminar Arab. Stud.*, **6** : 124-136.

PETER, Adolf, 1903. — Beiträge zur Anatomie der Vegetationsorgane von *Boswellia Carteri* Birdw. *Sber. Akad. Wiss. Wien*, math.-nat. Kl., **112** (1) : 511-534, 3 figs, pl. I-III.

PHILBY, H. St. J. B., 1939. — Sheba's Daughters, being a Record of Travel in Southern Arabia. London, Methuen ed., front. + 45 pls, 1 carte h.-t. — Encens : *passim*.

PHILLIPS, Wendell, 1966. — Unknown Oman. London, Longmans ed., XIV + 319 p., 24 phot., 5 cartes.

— 1971. — Oman. A History. Beirut, Librairie du Liban, XIV + 246 p., 24 phot., 2 cartes.

PIRENNE, Jacqueline, 1975. — The Incense Port of Moscha (Khor Rori) in Dhofar, *J. Oman Stud.*, **1** : 81-96, 1 fig., pl. I-V. — Discussion (p. 91, 93) sur la localisation ancienne des arbres à encens exploités.

— 1977. — Deuxième mission archéologique française au Hadramout (Yémen du Sud) de décembre 1975 à février 1976. *C. r. Acad. Inscr. Belles-Lett.*, 1976 [1977] : 412-426, fig. 1-3.

PLINE L'ANCIEN, 1949. — Histoire naturelle. Livre XII. Texte, et trad. A. ERNOUT, Paris, 112 p.

RATHJENS, C. (sen.), C. RATHJENS (jun.) und G. KERNER, 1956. — Beiträge zur Klimakunde Südwest-Arabiens : Das Klima von Sanaa — Das Klima von Jemen. *Deutsch. Wetterdienst, Seewetteramt, Einzelveröff.*, Nr. 11 : 37 p., 6 figs, 7 tabl.

RITTER, Carl, 1846. — Die Erdkunde im Verhältniss zur Natur und zur Geschichte des Menschen, oder allgemeine vergleichende Geographie ... Berlin, 12. Theil, 3. Buch : West-Asien, Bd. VI (Die Erdkunde von Asien, Bd. VIII, 1. Abt. : Die Halbinsel Arabien), 1846, XXVIII + 1035 p. — Der arabische Weihrauch, p. 356-372 (historique détaillé : RITTER sait déjà (p. 358) que la *Regio thurifera* s'étend de Qana à Hasik).

ROQUES, H., 1959. — Précis de botanique pharmaceutique, II. Phanérogamie. Paris, Maloine, VIII + 943 p., 692 fig.

ROSSI, Giovanni Battista, 1927 .— El Yemen. Arabia Felix o regio aromatum ... Torino, 63 p., 32 pls. — Rien, malgré le titre, sur l'encens.

SCHMIDT, Dana Adams, 1968. — Yemen : the unknown war. London, The Bodley Head, 316 p., 33 phot., 3 cartes. — Un chapitre (VII) : « The Incense Trail » (p. 90-102), avec une carte.

SCHWEINFURTH, Georg, 1912. – Arabische Pflanzennamen aus Aegypten, Algerien und Jemen, Berlin, 4°, 1912, XXIV + 232 p.

SCHNELL, Raymond, 1976. — Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. 3, 1, La flore et la végétation de l'Afrique tropicale, Paris, x + 470 p., 196 fig.

SCHWARTZ, Oskar, 1939. — Flora des tropischen Arabien. *Mitt. Inst. allg. Bot., Hamb.*, **10** : 393 p.

SIGISMUND, Reinhold, 1884. — Die Aromaten in ihrer Bedeutung für Religion, Sitten, Gebräuche, Handel und Geographie des Alterthums bis zu den ersten Jahrhunderten unserer Zeitrechnung. Leipzig, VI + 234 p., fig. *a-e*.

SPIEKERKOETTER, Heinz, 1924. — Untersuchengen zur Anatomie und Systematik ostafrikanischen Meliaceen, Burseraceen und Simarubaceen. *Bot. Arch.*, Koenigsberg, **7**, Heft, 3-4 : 274-320, fig. 1-28. — Nombreuses données sur *Commiphora*, rien sur *Boswellia*.

SPRENGER, A., 1875. — Die alte Geographie Arabiens als Grundlage der Entwicklungsgeschichte des Semitismus. Berlin, 314 p., 1 carte h.-t. — Commerce ancien de l'encens : 299-300 *et passim*.

STARK, Freya, 1936. – The Southern Gates of Arabia. A journey in the Hadhramaut. London, John Murray, 4 ff. + 282 p., 10 fig., 2 cartes. – Appendix : Notes on the Southern incense route of Arabia : 259-279, carte (p. 258).

— 1940. — A Winter in Arabia. London, John Murray ed., x + 265 p., 27 phot., 1 croquis front., 1 carte.

— 1953. – The Coast of Incense. Autobiography 1933-1939. London, John Murray ed., XIII + 287 p., 51 phot., 1 carte, croquis divers.

STENHOUSE, John, & Charles E. GROVES, 1876. — Weihrauchharz, Ueber das Weihrauchharz. *Liebig's Annalen*, **180**, 1875 [15. Febr. 1876] : 253-256. – Malgré son titre, cet article n'a rien à voir avec les *Boswellia*, car il concerne la gomme-résine d'une Burséracée de Guyane, *Icica heptaphylla* Aublet.

STEUER, Robert O., 1933. — Myrrhe und Stakte. *Schrift. Arbeitsgemeinsch. ägypt. afrikan.*, Wien, 48 p. — Rien sur l'encens.

STUHLMANN, Franz, 1914. — Beiträge zur Kulturgeschichte von Ostafrika... Deutsch-Ostafrika, Bd. X, Berlin, 1914, XXIII + 907 p., 4 figs, 13 cartes, 3 tabl. — Encens, p. 579-597 : large exposé sur l'histoire de l'encens et de son commerce.

TESSIER, A. M., P. NOLOT, P. DELAVEAU, 1977. — Les masticatoires modernes (A à D) : Historique, définition, aspects économiques, composition. *Médecine et Nutrition*, **13** (3) : 171-194.

THOMAS, Bertram, 1932. — Arabia Felix : across the Empty Quarter of Arabia. London, Jonathan Cape ed., XXIX + 397 p., front., 42 pls n. num., 23 figs (1 n. num. + 1-22), 3 cartes.

TRIMEN, Dr., 1882. — [Montre à la Linnean Society des échantillons de *Boswellia Carterii* (J. Collins *coll.*, Aden, oct. 1877)]. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, 1875-1880 [1882], p. XXIV.

TSCHIRCH, I. A., 1888. — Ueber die Entwicklungsgeschichte einiger Sekretbehälter und die Genesis ihrer Sekrets. *Ber. dt. bot. Ges.*, **6** : 2-13, 1 fig. n. num. + pl. I-II (figs. 1-5).

TSCHIRCH, A., 1889. — Angewandte Pflanzenanatomie..., I. Wien & Leipzig, XII + 548 p., fig. 1-614. — Anatomie de la tige de « *Balsamea myrrha* » (fig. 589) et de *Boswellia Carteri* (p. 499).

— 1906. — Die Harze und die Harzbehälter mit Einschluss der Milchsäfte. Leipzig, XXII + 1268 p., 104 fig. — Chimie des encens : 411-415.

UPHOF, J. C. Th., 1968. — Dictionary of economic plants. 2nd ed., Lehre, 2 ff. + 591 p.

VAN BEEK, Gus W., 1958. — Frankincense and Myrrh in Ancient South Arabia. *J. Am. orient. Soc.*, **78** (3) : 141-151, 1 carte.

— 1960. — Frankincense and Myrrh. *Biblical Archaeologist*, **23** (3) : 70-95, fig. 2-6.

— 1958. — Ancient Frankincense producing Areas. *In* : Archaeological Discoveries in South Arabia. John Hopkins Press, Baltimore, p. 139-142.

VAUGHAN, 1853. — Notes upon the drugs observed at Aden, Arabia. *Pharmacent. Journ. & Trans.*, **12,** 1852-53, nº V, Nov. 1rst 1852 [1853] : 226-229. — *ibid.*, nº VI, Dec. 1rst 1852 [1853] : 268-271. — *ibid.*, nº VIII, Febr. 1rst 1853 : 385-388. — Les encens : 228-229. — C. r. *in* : *J. Bot.* (Hooker), 1853, V : 124-127.

VIERHAPPER, Fritz, 1907. — Beiträge zur Kenntniss der Flora von Südarabiens und der Inseln Sokotra, Semha und ʿAbd el Kûri. *Denkrsch. Akad. Wiss., Wien*, Math.-nat. Kl., **71** (1) : 321-490, fig. 1-35, pl. 1-17, 1. Theil [Sokotra, etc.].

WEBBER, Irma E., 1941. — Systematic anatomy of the woods of the Burseraceae. Lillou [Tucuman], **6** : 441-465, pl. I-IV. — Rien sur *Boswellia.*

WEHMER, C., 1911. — Die Pflanzenstoffe botanisch-systematisch bearbeitet ... Jena, XVI + 937 p.

WELLSTED, J. R., 1838. — Travels in Arabia. London, I, XVI + 446 p., front., 1 pl., 2 cartes h.-t. et II, X + 472 p., front., 4 pls, 3 cartes h.-t.

WETTSTEIN, Richard VON *et al.*, 1944. — Tratado de Botanica sistematica. Trad. P. FONTQUER, Barcelona-Madrid, ed. Labor, XV + 1039 p., 709 fig. — Fig. 550 : « *B. Carteri* » de Ras Fartak (phot. F. SIMONY).

WISSMANN, Hermann VON, 1941. — Arabien und seine kolonialen Ausstrahlungen, eine geographisch-geschichtliche Skizze. *In* : Lebensraumfragen europäischer Völker, Leipzig, II : 374-488, 11 cartes.

— 1964. — Zur Geschichte und Landeskunde von Alt-Südarabien (Sammlung Eduard Glaser III). *Sber. öst. Akad. Wiss., Wien*, phil.-hist. Kl., **246,** 1964 : : 1-485, 21 figs.

— 1968. — C. r. de W. PHILLIPS, Unknown Oman. *Deutsche Literaturzeitung*, **89**.

— 1968*a*. — Art. Γεηρῖται, col. 1349-1363, fig. 1-2. *In* : Paulys Realenc. d. class. Altertums wiss., Suppl. 11. — Fig. 1 : carte portant la distribution du *Boswellia sacra.*

— 1977. — Das Weihrauchland Sa'kalan, Samarum und Mos-cha (mit Beiträgen von W. W. MÜLLER), *Sber. öst. Akad. Wiss., Wien*, phil.-hist. Kl., **324,** : 1-57, 5 figs, pl. 1-2.

— 1975. — Über die frühe Geschichte Arabiens und das Entstehen des Sabäerreiches. Die Geschichte von Saba, I (Sammlung Eduard Glasser XIII), *Sber. öst. Akad. Wiss., Wien*, phil.-hist. Kl., **301** : 1-112, 18 figs (1-3*a* + 3 *b*, 4-11 *a* + 11 *b*, 12-16).

WISSMANN, Hermann VON, & Maria HOFNER, 1953. — Beiträge zur historischen Geographie des vorislamischen Südarabien. *Akad. Wiss. Lit., Abhandl.*, (Mainz) Geist.-Soc. Kl., Jahrg. 1952 [1953], Nr. 4 : 219-385 [1-167], 19 fig., 12 pl., 2 cartes.

WREDE, Adolph Freiherr VON, 1852. — Ueber die Heimat des Weihrauchs. *Mber. Verhandl. Ges. für Erdkunde zu Berlin*, N.F., **9** : 38-40.

— 1870. — Adolph von Wrede's Reise in Hadhramaut..., Éd. par Heinrich Freiherr von Maltzan, Braunschweig, 375 p., 1 pl. (inscription de ᶜObne), 1 carte h.-t.

York, J., 1967. — Hadramaut, The Land of Frankincense. *Middle East* (Wash.), **7** : 7-15. — J'ai cherché en vain cet article : référence sans doute inexacte.

Manuscrit déposé le 8 mars 1979.

PLANCHE I

Boswellia sacra (Hadramaout)

1. — Sur un éboulis de rochers calcaires.
2. — Dans un oued caillouteux.

PLANCHE I

PLANCHE II

Boswellia sacra, tronc d'un gros exemplaire avec cicatrices des saignées (Hadramaout).

PLANCHE II

PLANCHE III

Boswellia sacra (Hadramaout)

1, 2, 3. — Petits spécimens dans les cailloutis calcaires.
4, 5. — Exemplaires poussés à flanc de coteaux dans les cailloux.
6. — Tronc avec cicatrices des saignées.
7. — Tronc avec marques des carres.

PLANCHE III

PLANCHE IV

Boswellia sacra (Hadramaout)

1, 2. — Feuillages.
3, — L'outil (face et profil) à inciser (*bas*) et à racler (*haut*).
4. — Feuilles, n° 17201, station VIII.
5. — Jeune exemplaire poussant en chasmophyte sur un rocher.
6. — Exemplaire jeune, n° 17385, station XIII.

PLANCHE IV

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **1**, 1979,
section B, n° 3 : 171-189.

Contribution à l'étude de *Boswellia sacra* : anatomie de la plantule et de la tige âgée

par Jean Dupéron *

Résumé. — Dans cette note, l'auteur décrit l'anatomie de la plantule et de la tige âgée de *Boswellia sacra* (Burseraceae). La radicule comprend 4 pôles de xylème en position « cruciforme tétrarche ». L'évolution vasculaire est très accélérée. L'étude de la tige âgée porte sur la moelle, le bois, le liber et le périderme. Cette plante est surtout remarquable par le liber pourvu d'un triple réseau de canaux sécréteurs fournissant l'encens et par la structure du suber qui s'exfolie en couches successives grâce à la présence d'assises de cellules phelloïdes.

Abstract. — In this paper, the author describes the anatomy of the plantlet and the old stem of *Boswellia sacra* (Burseraceae). The radicle comprises 4 bundles of xylem in position "cruciform tetrarch". The vascular evolution is very accelerated. The study of the old stem concerns the pith, the xylem, the phloem and the periderm. This plant is remarkable for the phloem provided with intercellular canals giving incense, and for the structure of the suber which exfoliates in successive rings, owing to the presence of phelloïd cells.

La famille des Burseraceae compte une quinzaine de genres et environ 50 espèces toutes tropicales, dont la plupart sont de grands arbres. Burseraceae et Anacardiaceae ont longtemps été réunies sous le nom de Terebinthaceae. Lam (1932, *in* Webber, 1941) a repris la classification et proposé les subdivisions admises actuellement. Le genre *Boswellia* Roxb. renferme 23 espèces, 20 en Afrique, 3 en Arabie et en Inde. Lam le classe dans la tribu des Bursereae et la sous-tribu des Burserinae.

Le travail que nous présentons est la description anatomique de la plantule (racine, hypocotyle, cotylédons) et de la tige âgée (moelle, bois, liber, périderme) ; il complète les quelques études déjà publiées, principalement par Webber (1941) sur le bois des Burseraceae et Peter (1903) sur l'anatomie de « *Boswellia carteri* »[1].

I. La plantule

L'examen morphologique des plantules indique que la germination est épigée, c'est-à-dire que les cotylédons sont élevés au-dessus du niveau du sol par la croissance de l'hypocotyle.

La partie la plus jeune de la racine est couverte de longs poils absorbants brunâtres (zone de l'assise pilifère) ; puis, jusqu'au collet, on trouve la zone subéreuse brun clair. L'hypocotyle est bien développé, couvert de petits poils épidermiques. Le limbe cotylé-

* *Laboratoire de Paléobotanique, Université Pierre et Marie Curie, 12, rue Cuvier, 75005 Paris.*

1. Les espèces *B. carteri* et *B. sacra* sont pratiquement identiques et ne peuvent être séparées, sinon par leur port (type arbre chez *B. carteri*, type buisson chez *B. sacra*) et leur localisation géographique. L'espèce décrite par Peter est, en fait, *B. sacra*.

donaire comprend 5 divisions et est palmatiséqué. Contrairement à *Boswellia serrata* (Guillaumin, 1909 : 272, fig. 52), le bord du limbe n'est pas denté mais tout juste un peu ondulé.

1. Racine

Dans la zone de l'assise pilifère (pl. I, 1 et 2), le cylindre central, de taille réduite, comprend 4 pôles de xylème primaire centripète avec, en alternance, 4 massifs de phloème primaire présentant chacun un canal sécréteur. Le métaxylème n'est constitué que de 3 ou 4 cellules disposées en une ligne radiale. Le parenchyme médullaire est réduit à quelques cellules au centre de la coupe. Les cellules péricycliques sont le plus souvent dédoublées. Quelques divisions périclines au niveau du procambium indiquent le début de différenciation de l'assise génératrice libéro-ligneuse.

L'endoderme est formé d'une assise de cellules à parois radiales ondulées présentant l'épaississement lignifié du cadre de Caspary. Les cellules du parenchyme cortical sont de grande taille, à paroi fine, et ont entre elles des méats. D'après le niveau où la coupe est faite, on voit apparaître une assise subéreuse ; ce sont les parois radiales des cellules qui se subérifient et se lignifient les premières. Enfin, l'assise la plus externe de la jeune racine est l'assise pilifère avec de longs poils absorbants. Celle-ci devient rapidement non fonctionnelle et tend à disparaître ; il y a alors lignification des parois et des poils absorbants et apparition de l'assise subéreuse.

Les coupes faites vers le sommet de la racine (pl. I, 3), donc dans la zone subéreuse, sont dans l'ensemble comparables à celles vues précédemment. Cependant, l'assise pilifère est de plus en plus fragmentaire et finit par disparaître et, surtout, on commence à observer le passage racine-tige au niveau des faisceaux de xylème. Les vaisseaux se différencient de manière tangentielle et la moelle augmente un peu en diamètre.

2. Hypocotyle

Au-dessus du collet, donc à la base de l'hypocotyle, le diamètre de la coupe augmente, la moelle devient plus importante et l'assise externe est un épiderme couvert de poils. Endoderme et péricycle disparaissent. Le xylème primaire intermédiaire tangentiel se développe et les branches latérales des faisceaux voisins se rapprochent (pl. I, 4).

Au milieu de l'hypocotyle (pl. I, 5), la structure de tige se précise : on remarque nettement des massifs de quelques cellules de xylème centrifuge superposés au phloème. Le protoxylème alterne subsiste encore sous forme de 4 massifs très réduits de 2 ou 3 petites cellules. Il y a donc résorption importante du xylème centripète.

Enfin, au sommet de l'hypocotyle, près de l'insertion des cotylédons, quelques nouveaux vaisseaux de xylème centrifuge sont apparus. Le protoxylème alterne est presque totalement résorbé ; tout au plus observe-t-on la trace de quelques cellules lysées (pl. I, 6 et 7).

3. Pétiole cotylédonaire

Il présente, en coupe transversale, une symétrie bilatérale nette. Il contient 2 faisceaux libéro-ligneux. Le xylème primaire est centrifuge, superposé au phloème primaire conte-

nant un petit canal sécréteur. Il n'y a plus aucune trace de xylème primaire centripète alterne.

En résumé, le xylème primaire intermédiaire tangentiel apparaît rapidement dans la racine et il est déjà en position superposée à la base de l'hypocotyle ; dès que l'on s'élève un peu dans celui-ci, la structure de tige s'acquiert définitivement et le protoxylème centripète et alterne disparaît rapidement. Dans cette espèce, l'évolution vasculaire est très accélérée. D'après les études de Tronchet (*in* Boureau, 1952), la disposition vasculaire est cruciforme tétrarche, c'est-à-dire qu'il y a 4 groupes vasculaires alternes dans la radicule, deux d'entre eux étant situés dans le plan médian cotylédonaire, les deux autres dans le plan intercotylédonaire.

II. La moelle

La moelle de l'échantillon étudié a un diamètre d'environ 3 mm. D'après Peter (1903 : 519 ; pl. I, fig. 1, pl. III, fig. 9), les jeunes cellules de parenchyme médullaire, près du point végétatif, ont l'aspect d'un collenchyme à épaississements angulaires. Dans le tissu plus âgé, la paroi s'épaissit et se lignifie régulièrement mais on trouve encore en quantité notable des cellules non lignifiées et à parois minces. C'est cet aspect que présente l'échantillon observé bien que les parois des cellules soient peu lignifiées et assez minces.

Les cellules contiennent de nombreux grains d'amidon et, assez rarement, un cristal prismatique d'oxalate de calcium.

A la périphérie de la moelle, on trouve des canaux sécréteurs coiffés, du côté abaxial, par un massif de petites cellules parenchymateuses à parois très fines et non lignifiées (pl. II, 3).

III. Le bois

L'étude a été faite sur un fragment de branche de 23 mm de diamètre où le bois représente un anneau de 5 mm d'épaisseur (pl. II, 2).

En coupe transversale, les vaisseaux apparaissent répartis en zones diffuses ; ils sont en majorité isolés (58 %) ou groupés plus ou moins radialement par 2 (22 %), par 3 (7 %), par 4 (5 %), par 5 (3 %) ou en amas (5 %). Les vaisseaux isolés sont de forme ronde ou ovale et la paroi a 2 à 5 μm d'épaisseur ; le diamètre tangentiel est compris entre 41 et 146 μm et le diamètre radial entre 39 et 132 μm. Les mesures du diamètre tangentiel effectuées sur 100 vaisseaux isolés se répartissent de la façon suivante (D = diamètre tangentiel ; F = fréquence) :

D	41-50	51-60	61-70	71-80	81-90	91-100	101-110	111-120	121-130	131-140	141-150
F	3	11	11	16	11	13	16	12	4	2	1

La moyenne calculée à partir de ces données est de 88 μm.

On compte 32-68 pores par mm² (24-38 vaisseaux simples ou multiples par mm²). Les éléments sont longs de 205 à 510 μm et les perforations sont simples, à marges inclinées. Il n'a pas été observé de thyllose. Les ponctuations intervasculaires sont polygonales, contiguës, alternes, aréolées, de diamètre variant de 6 à 10 μm ; le lumen est étiré horizontalement (pl. III, 4). Les ponctuations vaisseau-parenchyme et vaisseau-rayon sont en

majorité simples, de formes variées mais plutôt ovales, souvent très allongées horizontalement. Cependant, quelques-unes d'entre elles présentent une aréole nette (pl. III, 5).

Le parenchyme vertical est peu abondant et peu visible en coupe transversale ; il peut être repéré grâce à ses ponctuations et à ses parois un peu plus fines que celles des fibres voisines. Il est paratrachéal, limité à quelques cellules touchant les vaisseaux (pl. II, 5). Entre deux cellules de parenchyme, on observe de très petites ponctuations simples groupées en tamis. La longueur des cellules est de 52-152 μm, le diamètre tangentiel de 24-34 μm et le diamètre radial de 20-28 μm. Aucun contenu n'a été observé dans les cellules de parenchyme vertical.

Les rayons ligneux sont larges de 1 à 3 cellules (unisériés : 47 %, bisériés : 51 %, trisériés : 1 %) ; quelques-uns (1 %) sont plus larges et possèdent 1, exceptionnellement 2 canaux sécréteurs de forme ovale (50 × 70 μm en moyenne), bordés de petites cellules sécrétrices (pl. III, 3).

Les rayons unisériés sont larges de 14 à 34 μm et hauts de 118 à 834 μm (2 à 21 cellules). La largeur des rayons plurisériés varie de 43 à 77 μm et leur hauteur de 211 à 1 215 μm (3-28 cellules). On en compte 5 à 11 par mm tangentiel horizontal.

En coupe tangentielle (pl. III, 1 et 2), les cellules sont rondes, ovales, carrées (14-40 μm de haut, 14-34 μm de large) ou très allongées verticalement (jusqu'à 120 μm de haut pour 20 μm de large en moyenne).

En coupe radiale (pl. III, 5), le corps du rayon est composé de cellules couchées ou carrées (jusqu'à 80 μm de long), ou parfois dressées (16 μm de long). Les terminaisons présentent souvent des cellules dressées. Certains rayons ne sont formés que de cellules carrées et dressées. L'épaisseur de la paroi est de 1-2 μm. D'après la classification de Kribs, les rayons sont intermédiaires entre les types hétérogènes I et IIb.

Les cellules contiennent parfois un cristal prismatique ou des mâcles d'oxalate de calcium (pl. II, 5) ; on trouve aussi de l'amidon sous forme de corpuscules arrondis ou allongés. Remarquons que les mâcles deviennent abondantes dans le bois plus âgé.

Les fibres sont de type libriforme. Leur diamètre est de 16-36 μm et la paroi a environ 3 μm d'épaisseur. La longueur moyenne, mesurée sur dilacération, est de 1 100 μm. Toutes les fibres sont septées et présentent 3 à 7 septes, exceptionnellement plus (jusqu'à 11), 5 en moyenne (pl. III, 6). Les fibres contiennent quelquefois des cristaux prismatiques d'oxalate de calcium. On y trouve aussi de nombreux corpuscules atteignant une vingtaine de μm de long, de forme plutôt allongée (pl. II, 5 ; pl. III, 1, 2, 3, 5 et 6). Il s'agit d'amidon (Webber, 1941 : 451). Ces corpuscules deviennent rares dans le bois plus âgé. On observe aussi de très petites ponctuations, sans doute simples, dont le lumen est oblique et très étiré. Ces ponctuations sont nombreuses sur les parois radiales (pl. III, 6), beaucoup plus rares sur les parois tangentielles.

Peter (1903) signale la présence de taches médullaires fréquentes, dues sans doute à un traumatisme. Nous n'en avons pas observé dans nos échantillons.

Les bois de la famille des Burseraceae ont été étudiés par Metcalfe et Chalk (1950) et par Webber (1941). Peter (1903) décrit assez rapidement celui de « *Boswellia carteri* ».

Les caractéristiques de l'échantillon examiné sont, dans l'ensemble, en accord avec les études déjà faites. On notera quand même quelques différences mais qui nous paraissent plutôt minimes :

— nombre de vaisseaux par mm² : 5-*10-15*-30 (Webber) ; 4-15 (Metcalfe et Chalk) ; 24-38 (*B. sacra*) ;

— thyllose : présente (Webber, Peter) ; non mentionnée chez *Boswellia* s.l. (Metcalfe et Chalk) ; non observée (*B. sacra*) ;

— diamètre tangentiel des vaisseaux : 100-180 μm (Webber) ; 50-100 μm (Metcalfe et Chalk) ; 112 μm maximum (Peter) ; 88 μm, 146 μm maximum (*B. sacra*) ;

— hauteur des rayons : jusqu'à 1 518 μm (Webber) ; moins d'1 mm (Metcalfe et Chalk) ; jusqu'à 1 215 μm (*B. sacra*).

Remarquons à ce sujet que Metcalfe et Chalk donnent les caractères généraux de la famille et de certains genres et n'ont pu étudier en détail toutes les espèces. Il en est de même pour Webber. D'autre part, l'âge du bois étudié intervient. Les jeunes branches n'ont pas encore de structures bien stabilisées et des différences plus ou moins importantes apparaîtront avec un bois plus âgé. Ainsi, nous avons constaté chez *B. sacra* que, dans des axes de diamètres nettement différents, la quantité et l'aspect des cristaux des rayons (monocristal ou mâcles), l'abondance de l'amidon contenu dans les fibres étaient variables ; la densité des vaisseaux peut varier d'une région à l'autre de l'organe.

IV. Le liber

Le liber forme un anneau continu d'environ 5 mm d'épaisseur (pl. II, 1 et 2 ; pl. IV, 1). Il est de teinte rougeâtre, extrêmement dur et cassant lorsque l'axe est sec. Dans son ensemble, on peut le subdiviser en trois parties :

1. Après la zone cambiale (ayant jusqu'à 8 cellules d'épaisseur et contenant parfois des cristaux mâclés dans des cellules recloisonnées), le liber le plus jeune, aux tubes criblés fonctionnels, représente un anneau de 200 μm d'épaisseur. Les canaux sécréteurs y sont rares et les fibres absentes.
2. Les tubes criblés, écrasés radialement, dessinent entre les îlots de parenchyme des liserés rose foncé dirigés surtout tangentiellement.
3. Plus loin, l'aspect des coupes change : les rayons font place à un parenchyme très abondant chargé de grains d'amidon (pl. IV, 2). Il repousse latéralement ce qui reste des tubes criblés écrasés. Les figures rose foncé formées par ceux-ci se dirigent alors radialement. C'est au niveau de cette troisième zone que les canaux sécréteurs tangentiels sont les plus nombreux, sans doute en remplacement des canaux radiaux disparus en même temps que les rayons (pl. IV, 7 et 8).

Les rayons du liber sont 1-3 (4)-sériés. Ils deviennent rapidement très sinueux en coupe transversale. Comme pour les rayons ligneux, on trouve quelques canaux sécréteurs horizontaux (1, rarement 2 par rayon ; pl. IV, 4 et 5). Les cellules contiennent de l'amidon et parfois un cristal d'oxalate de calcium.

En coupe radiale, les rayons présentent le même aspect que ceux du bois ; ils sont composés de cellules couchées, carrées et dressées ; ces dernières sont parfois recloisonnées en cellules cristallifères. Loin du cambium, les rayons disparaissent rapidement et sont remplacés par d'importants îlots de parenchyme. Cette parenchymatisation est bien visible en coupes transversale et radiale (pl. IV, 2 et 7).

Les fibres libériennes lignifiées sont constituées par des amas de cellules souvent disposés en cercles concentriques (pl. IV, 2). Les amas ont une forme carrée ou allongée tangentiellement. Les cellules sont septées et très longues ; elles contiennent de nombreux cristaux, surtout à la périphérie des massifs (pl. IV, 9). Leur diamètre moyen est de 20-30 µm et l'épaisseur de la paroi de 5-6 µm. Ces fibres occupent peu de place par rapport aux tubes criblés et au parenchyme.

Le liber contient un réseau de canaux sécréteurs schizogènes radiaux, verticaux et horizontaux tangentiels (pl. IV, 1 à 8). Tous sont en relation les uns avec les autres (pl. IV, 6, 7 et 8). Les canaux verticaux sont entourés de parenchyme aliforme souvent confluent. Dans les tiges âgées, beaucoup de ces canaux sont disposés en cercles concentriques, soulignés par le parenchyme confluent.

Toutes les cellules du liber contiennent en quantité variable des grains d'amidon ainsi que des cristaux prismatiques ou mâclés d'oxalate de calcium.

Étant donné le développement du liber, les formations primaires ont presque totalement disparu. Cependant, on retrouve encore les fibres périphloémiennes qui se constituent rapidement dans la jeune tige, entre le phloème primaire et le parenchyme cortical (Peter, 1903, pl. I, fig. 1 et 2). Ces massifs fibreux, qui ont résisté à la compression grâce à l'épaisseur et à la lignification des parois, se retrouvent peu à peu inclus dans le liber (pl. IV, 3). Ils se distinguent des amas de fibres libériennes par leur forme en croissant allongé radialement ou obliquement, leurs cellules de diamètre plus petit (environ 15-25 µm) et à parois plus fines (4 µm), et par l'absence de cristaux. Au fur et à mesure du vieillissement de la plante, ces massifs fibreux ont tendance à se fragmenter et à se déformer en raison de la croissance du liber. Il n'y a pas d'autres éléments primaires reconnaissables.

Le liber se caractérise donc essentiellement par son développement important et son triple réseau de canaux sécréteurs (verticaux, tangentiels et radiaux) en relation les uns avec les autres. Ces canaux sécrètent l'encens recueilli par incision profonde de l' « écorce » (voir Tschirch, 1906 : 411).

Le liber possède des fibres cristallifères et septées, mais en faible quantité par rapport aux tubes criblés et au parenchyme. Bien que l'alternance des couches de fibres et d'éléments non lignifiés ne soit pas régulière, comme chez la vigne par exemple, on peut cependant admettre que ce liber est stratifié.

Enfin, il y a développement important du parenchyme, lié à la disparition des rayons. Le plus souvent, le liber, peu développé, a pour fonction principale la conduction. Chez *Boswellia sacra*, une deuxième fonction apparaît, la sécrétion, favorisée par l'apparition massive de ce tissu parenchymateux dans le liber âgé et par le développement de canaux sécréteurs tangentiels.

V. Le périderme

Conformément à ce qui est actuellement admis, nous désignerons par ce terme l'ensemble des tissus formés par l'assise subéro-phellodermique, à savoir le suber et le phelloderme [1].

1. Dans la littérature allemande consultée, le mot « Periderm » désigne les couches de suber qui s'exfolient.

La surface des axes présente des exfoliations assez régulières provenant de la partie externe du périderme. Les feuillets ainsi formés sont ridés longitudinalement et se détachent de la branche en s'enroulant sur eux-mêmes à la suite de déchirements transversaux (pl. II, 1). Sur un axe adulte, nous avons observé 4 couches susceptibles de s'exfolier.

Le phelloderme est constitué de plusieurs assises de cellules rectangulaires à parois cellulosiques fines, et présentant des méats. Certaines cellules contiennent un cristal prismatique d'oxalate de calcium. Parmi ces cellules à parois fines on trouve de nombreux massifs assez régulièrement disposés suivant plusieurs cercles concentriques, le nombre de cercles dépendant de l'âge de l'axe. Il s'agit de sclérenchyme dérivant directement du phelloderme, dont les cellules ont des parois fortement épaissies (10 μm) et lignifiées et contiennent souvent un cristal prismatique d'oxalate de calcium (pl. V, 1, 2 et 5).

D'après Peter (1903 : 520 et 522 ; pl. I, fig. 1 et 2), l'assise génératrice (phellogène) se forme très tôt dans la tige, près du point végétatif. Elle se met en place avant le cambium libéro-ligneux et est d'origine sous-épidermique [1].

Près de cette assise génératrice, les premiers éléments de suber forment 2 ou 3 couches de cellules non encore subérifiées, aplaties radialement (environ 12 μm de large) et le plus souvent allongées tangentiellement (jusqu'à 150 μm de long), rarement plus courtes (30 μm) ; leur hauteur moyenne est d'environ 20 μm. Les parois subérifiées sont assez fines (2-3 μm) ; quand on s'éloigne du phellogène, les cellules subérifiées se flétrissent, sont compressées radialement et leur lumen est très réduit (pl. V, 5 et 6).

Les couches qui s'exfolient sont épaisses d'une dizaine de cellules (pl. V, 1 et 2). Le phénomène de desquamation est dû à la présence d'assises successives de cellules particulières, les cellules phelloïdes. La structure de ces cellules a été observée d'abord chez *Boswellia papyrifera* par de Bary (1877 : 116-119, 121, 566), von Höhnel (1878 : 531 et suivantes), Moeller (1882 : 321-322) et von Mohl (1861 : 229), puis chez « *Boswellia carteri* » par Peter (1903 : 522-525).

En lames minces traitées au carmino-vert, ces cellules se distinguent des autres par leur couleur : la paroi interne et une très faible partie des parois latérales sont épaissies et lignifiées, donc vertes (pl. V, 5 et 6) ; le reste des parois latérales et la paroi externe sont plus fins et subérifiés (couleur brun clair). C'est au niveau des parois latérales, les plus fines de toutes, que se fera la rupture. En examinant à plat la partie externe d'un feuillet détaché d'un axe, on observe un réseau formé par les parois latérales épaissies en partie. La paroi interne présente de nombreuses stries longitudinales souvent anastomosées (pl. V, 3 et 4).

Les auteurs ayant étudié *Boswellia papyrifera* avaient remarqué que les parois des cellules phelloïdes étaient silicifiées ; d'après Peter, il en est de même chez « *B. carteri* ». Höhnel (1878 : 607) et Peter (1903 : 523) constatent, respectivement chez *B. papyrifera* et « *B. carteri* », que la desquamation ne se fait pas à chaque couche de cellules phelloïdes, si bien que les feuillets détachés contiennent de telles cellules n'ayant pas fonctionné. Ce fait n'a pas été observé dans nos échantillons.

Le périderme, et plus précisément le suber, a donc une structure assez particulière, due surtout à la présence de cellules phelloïdes. Leur rupture en deux parties permet la

1. En fait, nous ne pouvons pas préciser si elle provient d'un recloisonnement péricline des cellules de l'épiderme ou si elle dérive de l'assise sous-épidermique. Ce qui est certain, c'est qu'elle n'est pas d'origine profonde, car dans les jeunes tiges l'épiderme recouvre directement la première assise de suber.

desquamation. Ainsi, sur la face externe d'un feuillet on trouvera la paroi lignifiée des cellules phelloïdes et, sur la face interne du feuillet précédemment exfolié, on aura le reste de l'assise, c'est-à-dire les parois subérifiées. Ce type de desquamation peut être rapproché de ce que l'on observe sur l' « écorce » de bouleau, où le liège est constitué d'une alternance de couches de cellules à parois fines et épaisses (liège mou et liège dur) ; la rupture se fait au niveau des cellules à parois fines. Cependant, le mécanisme est plus complexe chez *Boswellia* du fait de l'architecture particulière des cellules phelloïdes. Dans un cas comme dans l'autre, il ne s'agit pas d'un rhytidome puisque celui-ci implique le fonctionnement d'assises génératrices successives.

Chez *B. sacra*, nous avons vu que le phellogène était d'origine sous-épidermique ; il est remarquable de constater que cette assise fonctionne la première, avant le cambium libéro-ligneux ce qui, semble-t-il, est un cas exceptionnel.

Quant au phelloderme, il se remarque par son épaisseur relativement importante et par la sclérification de certaines de ses cellules.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUE

Bary, A. de, 1877. — Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig, xvi + 663 p., 241 fig.

Boureau, Ed., 1952. — L'évolution des végétaux et l'anatomie des plantules. *Annls Biol.*, **28** (7-8) : 163-191, 19 + 2 fig.

Guillaumin, A., 1909. — Recherches sur la structure et le développement des Burséracées, application à la systématique. *Annls Sci. nat.*, Bot., 9e sér., **10** : 201-302, 62 fig.

Höhnel, F. von, 1878. — Über den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt. *Sber. Akad. Wiss., Wien*, Math.-Nat. Kl., **76** (1) : 507-662, pl. I et II.

Metcalfe, C. R., & L. Chalk, 1950. — Anatomy of the Dicotyledons. Clarendon Press, Oxford, **1** : 341-349, fig. 78 et 79.

Moeller, J., 1882. — Anatomie des Baumrinden. Vergleichende Studien, Berlin, viii + 447 p., 146 fig.

Mohl, H. von, 1861. — Über das Kieselskelett lebender Pflanzenzellen. *Bot. Zeit.*, **19** (30) : 209-215 ; **19** (31) : 217-221 ; **19** (32) : 225-231.

Peter, A., 1903. — Beiträge zur Anatomie der Vegetationsorgane von *Boswellia carteri* Birdw. *Sber. Akad. Wiss., Wien*, Math.-Nat. Kl., **112** (1) : 511-534, pl. 1-3.

Tschirch, A., 1906. — Die Harze und die Hazbehälter mit Einschluss der Milchsäfte. Leipzig. xxii + 1268 p., 104 fig.

Webber, I. E., 1941. — Systematic anatomy of the woods of the Burseraceae. *Lilloa*, **6** : 441-465, pl. I-IV.

Manuscrit déposé le 8 mars 1979.

PLANCHE I

1. — Coupe transversale de la racine au niveau de la zone pilifère.
2. — Coupe transversale de la racine au niveau de la zone pilifère : détail du cylindre central. Faisceaux de xylème primaire en alternance avec les faisceaux de phloème primaire. Chacun de ces derniers contient un canal sécréteur. Près des pôles ligneux, on remarque quelques cloisonnements périclines indiquant la formation du futur cambium (c). Le péricycle comprend 2 assises de cellules. Les cellules de l'endoderme (e) ont des parois radiales sinueuses avec un léger épaississement lignifié (cadre de Caspary).
3. — Coupe transversale de la racine au niveau de la zone subéreuse. En plus du xylème primaire centripète, on remarque quelques cellules de xylème primaire intermédiaire tangentiel.
4. — Coupe transversale de la base de l'hypocotyle. Les éléments de xylème primaire tangentiel se développent et se rejoignent d'un faisceau à l'autre ; le xylème devient alors superposé au phloème ; le diamètre de la moelle augmente.
5. — Coupe transversale au milieu de l'hypocotyle. Le xylème primaire centripète n'est plus représenté que par quelques petites cellules (x). Le xylème fonctionnel est centrifuge et superposé au phloème.
6. — Coupe transversale au sommet de l'hypocotyle, à la base de l'insertion des cotylédons. La moelle s'est beaucoup développée. Le xylème primaire centripète alterne n'existe plus que sous forme de traces (x).
7. — Détail de la coupe précédente. Le xylème centripète alterne est presque totalement résorbé ; seule sa trace subsiste (x).

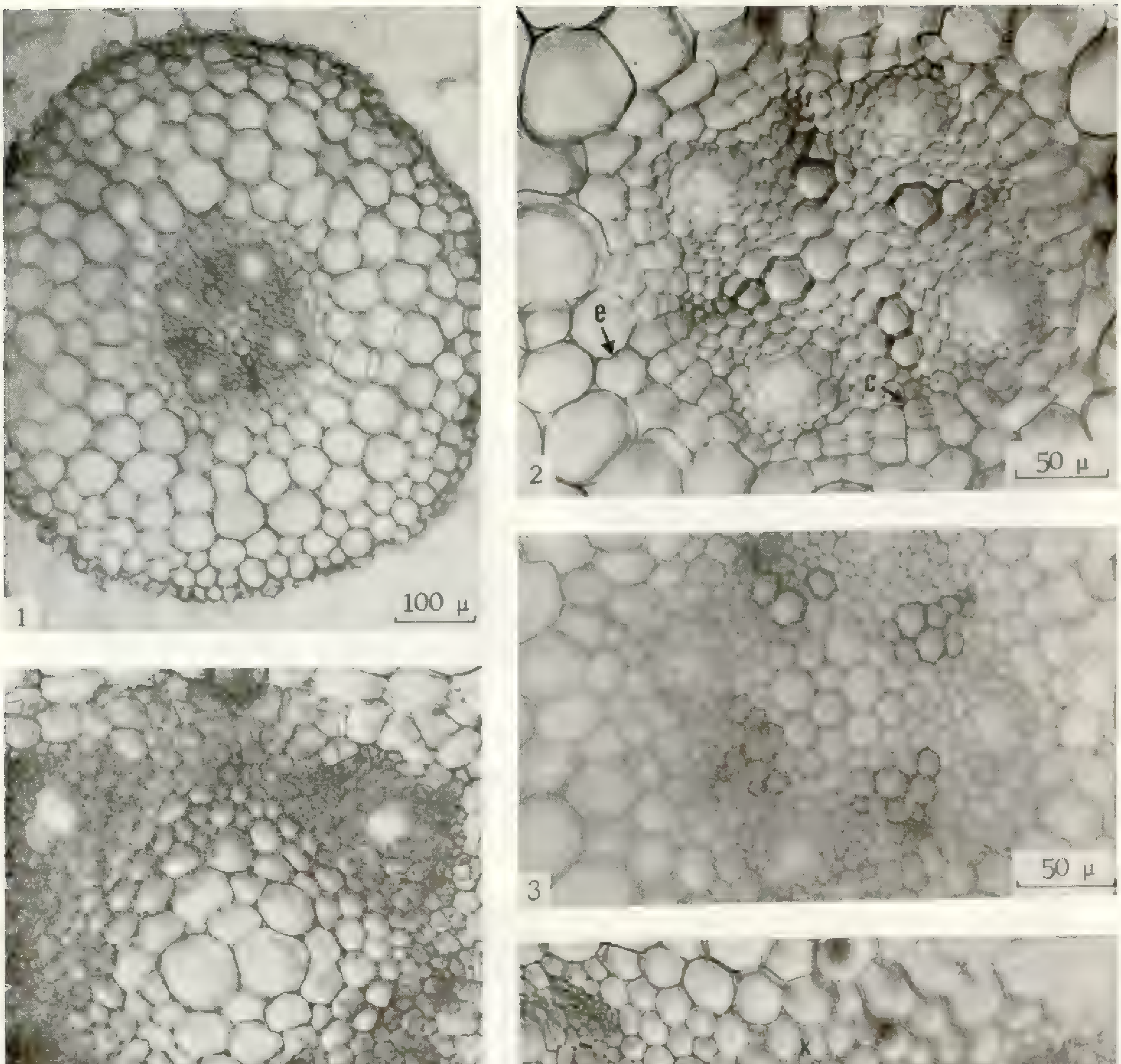


PLANCHE I

PLANCHE II

1. — Aspect extérieur d'une branche de *Boswellia sacra*, section transversale polie, feuillet de suber isolé. Remarquer à gauche le mode de desquamation des feuillets de suber par déchirements transversaux et enroulement.
2. — Coupe transversale d'une branche montrant principalement la grande épaisseur du liber, dont les canaux sécréteurs verticaux, entourés de parenchyme aliforme, sont disposés en cercles concentriques.
3. — Parenchyme médullaire et premiers éléments de xylème (coupe transversale). De nombreuses cellules de parenchyme ont des parois légèrement épaissies et lignifiées. A la périphérie de la moelle, on trouve des canaux sécréteurs verticaux bordés de cellules sécrétrices et entourés, surtout du côté abaxial, par de petites cellules parenchymateuses.
4. — Aspect général de la coupe transversale du xylème secondaire montrant la disposition des vaisseaux.
5. — Détail de la coupe transversale du xylème secondaire. Au centre, un rayon ligneux dont une cellule renferme un cristal d'oxalate de calcium. Les fibres contiennent des grains d'amidon. Les cellules de parenchyme paratrachéal sont rares, reconnaissables à leurs petites ponctuations simples (p).

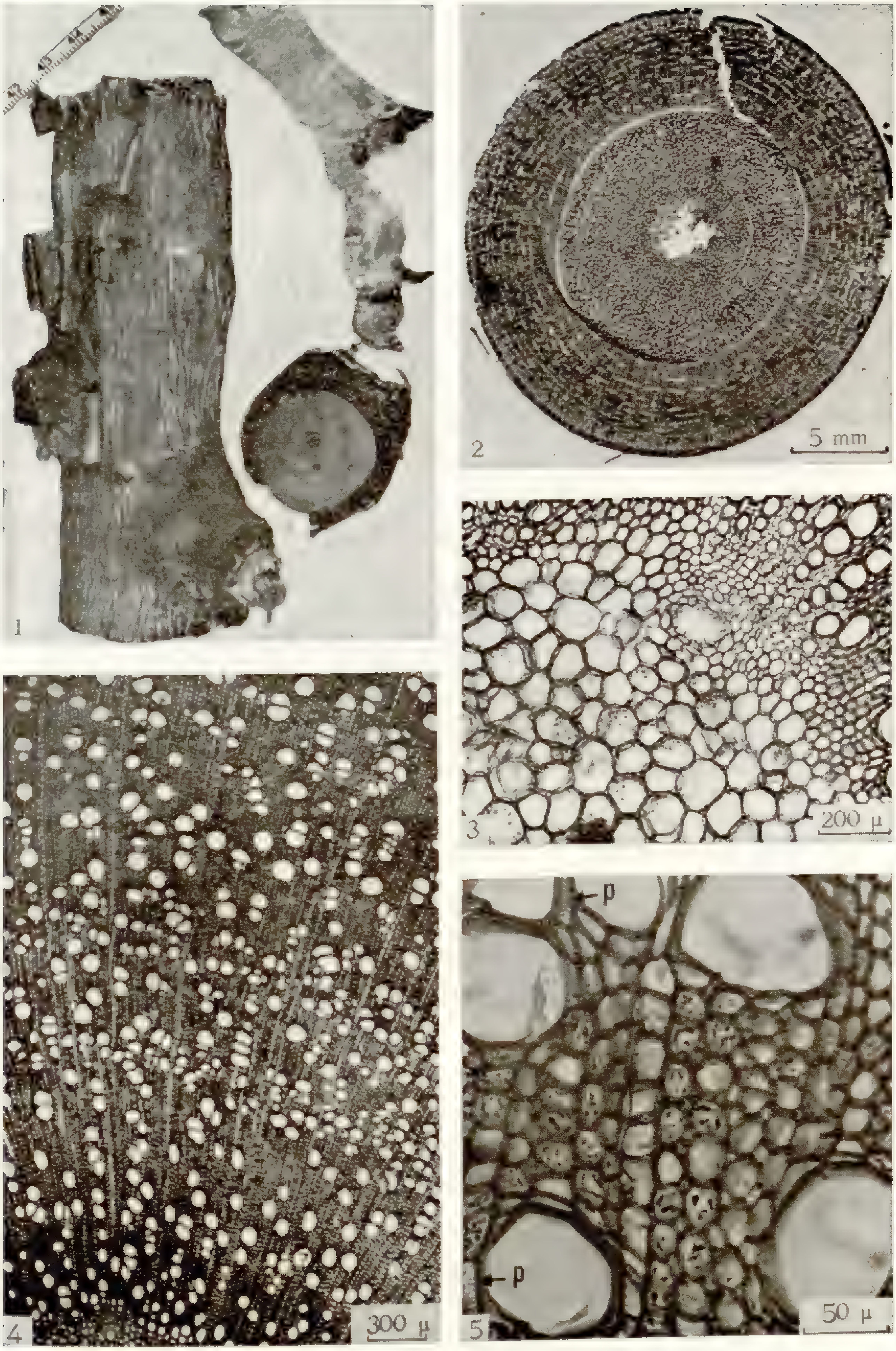


PLANCHE II

PLANCHE III

1. — Coupe tangentielle du bois : aspect des rayons ligneux, des vaisseaux dont les éléments ont des marges de perforations plutôt inclinées, et des fibres renfermant de l'amidon.
2. — Détail du plan tangentiel : rayon bisérié dont on remarque les ponctuations simples des cellules ; fibres septées à terminaisons effilées, contenant de nombreux grains d'amidon.
3. — Plan tangentiel : détail d'un rayon pourvu d'un canal sécréteur.
4. — Plan tangentiel : ponctuations entre deux éléments de vaisseaux. Leur forme est plutôt hexagonale ; elles sont contiguës et leur lumen est étiré horizontalement.
5. — Plan radial. Les rayons sont hétérogènes, composés de cellules couchées, carrées et dressées contenant des grains d'amidon. Remarquer la perforation simple du vaisseau. Les ponctuations vaisseau-rayon sont étirées horizontalement, simples ou plus ou moins aréolées (en haut).
6. — Plan radial. Les fibres septées contiennent des grains d'amidon et présentent de très petites ponctuations.

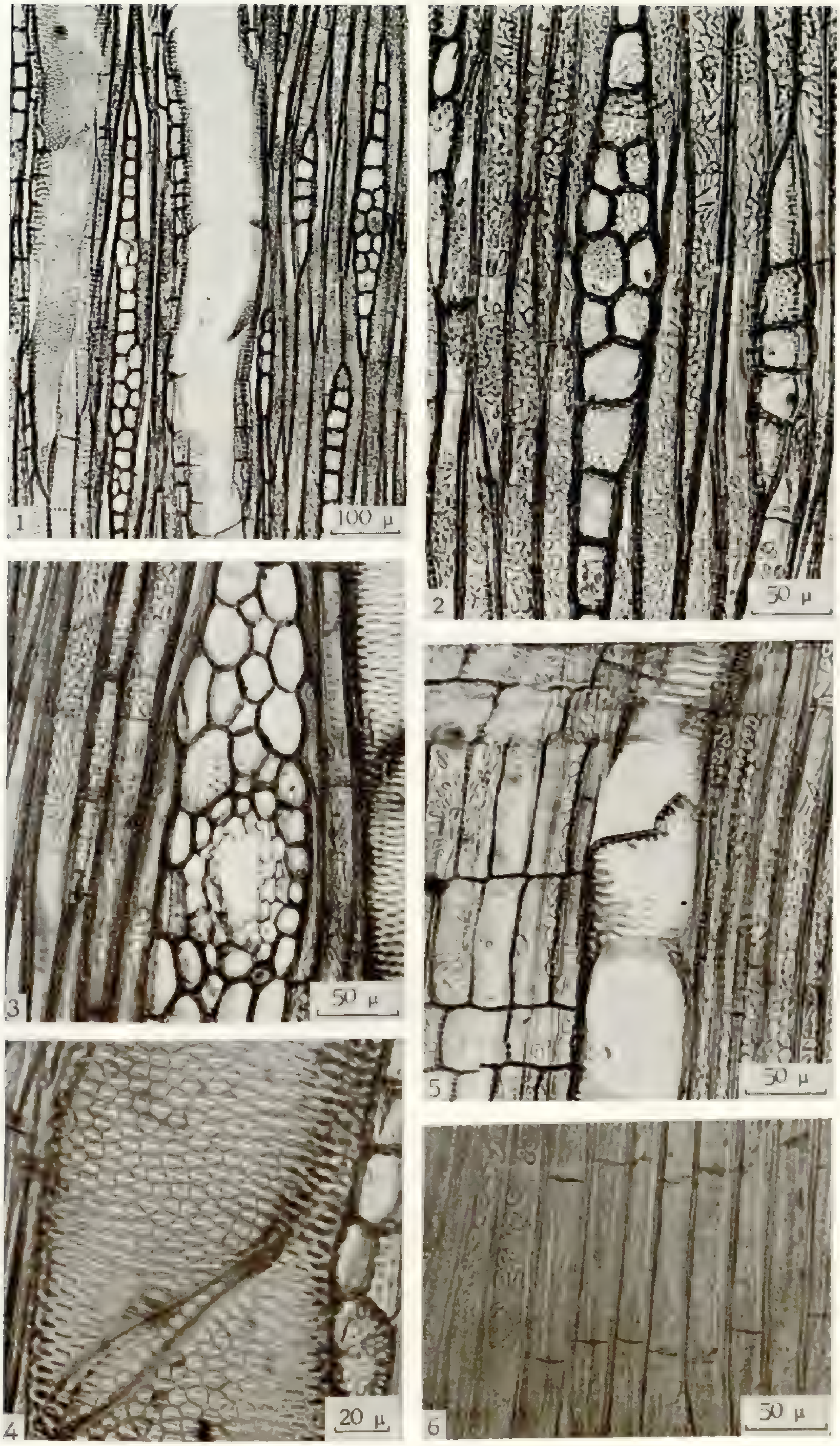


PLANCHE III

PLANCHE IV

1. — Vue générale du liber en coupe transversale. On remarque : près du bois, la zone cambiale et le liber dont les tubes criblés sont fonctionnels (1) ; une zone où les tubes criblés sont écrasés et dessinent des lisérés foncés de direction tangentielle (2) ; puis, vers la périphérie, les tubes criblés écrasés forment des figures plus complexes que dans la zone précédente ; les rayons deviennent sinueux et semblent s'élargir brusquement : ils sont remplacés par du parenchyme (3). Remarquer les canaux sécréteurs verticaux entourés de parenchyme aliforme. Ils sont absents (ou exceptionnels) dans la zone 1. Vers l'extérieur : périderme (4).
2. — Détail de la coupe transversale du liber au début de la zone 3. La parenchymatisation est importante. Les fibres libériennes forment des amas disposés en lignes tangentielles.
3. — Détail de la coupe transversale à la limite de la zone 3 et du périderme : les massifs de fibres périphloémiennes primaires (f) ont tendance à se disloquer et à être inclus dans le liber au fur et à mesure de sa croissance.
4. — Vue générale du plan tangentiel : deux rayons possèdent un canal sécréteur ; parenchyme ; canal sécréteur vertical.
5. — Détail d'un rayon contenant un canal sécréteur.
6. — Plan tangentiel : communication d'un canal sécréteur radial et d'un canal vertical.
7. — Plan radial au début de la zone 3. Les canaux sécréteurs tangentiels apparaissent au milieu d'îlots de parenchyme faisant suite aux rayons. Ces canaux communiquent avec les canaux verticaux.
8. — Plan transversal : canal tangentiel en communication avec deux canaux verticaux.
9. — Plan radial : détail des fibres libériennes septées. Les cristaux sont très abondants à la périphérie des massifs.

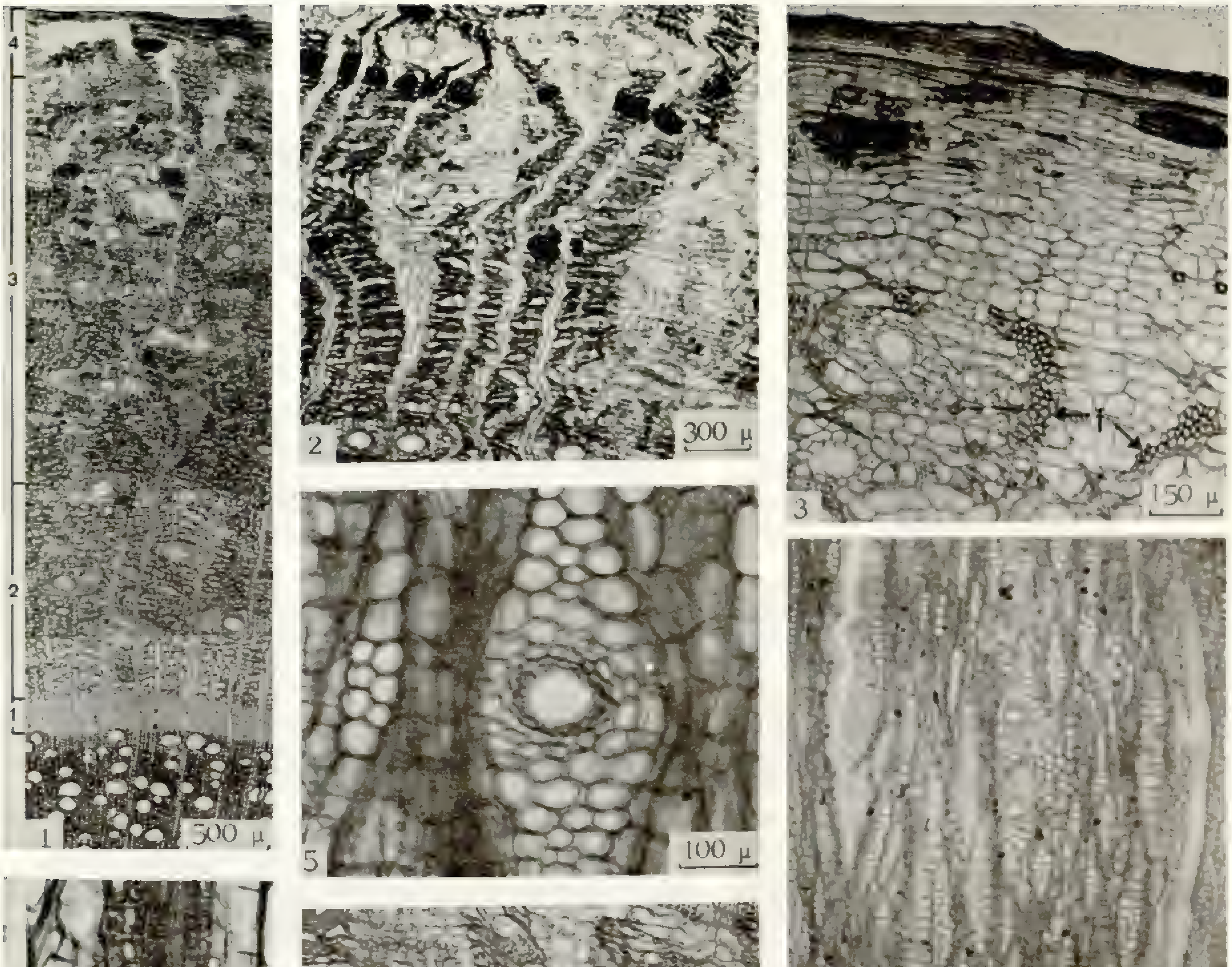


PLANCHE IV

PLANCHE V

1. — Coupe transversale au niveau du périderme. Le phelloderme contient des massifs de sclérenchyme. Le suber s'exfolie grâce à des couches successives de cellules phelloïdes (ph).
2. — Coupe longitudinale radiale du périderme. On remarque les mêmes éléments que précédemment.
3. — Cellules phelloïdes d'un feuillet de suber examiné à plat.
4. — Détail de la vue précédente. La paroi interne des cellules possède une ornementation sous forme de stries longitudinales plus ou moins bifurquées.
5. — Coupe longitudinale radiale du périderme. Détail des cellules phelloïdes (ph) dont la paroi interne et une faible partie des parois latérales sont lignifiées, silicifiées et fortement épaissies ; la paroi externe est subérifiée et fine. Les cellules de suber s'écrasent radialement en vieillissant. Le phelloderme contient des massifs de sclérenchyme formés de cellules cristallifères à parois fortement épaissies et lignifiées. Les cellules sont alignées avec celles du phelloderme et du suber ce qui indique bien qu'elles résultent du fonctionnement du phellogène et font donc partie du phelloderme. L'assise génératrice (phellogène) est une des trois couches de cellules visibles entre le massif de sclérenchyme et la première couche de cellules phelloïdes.
6. — Coupe transversale du périderme. Les cellules phelloïdes (ph) sont très allongées tangentiellement. La denticulation de la paroi interne de ces cellules correspond aux stries longitudinales observées sur la figure 4.

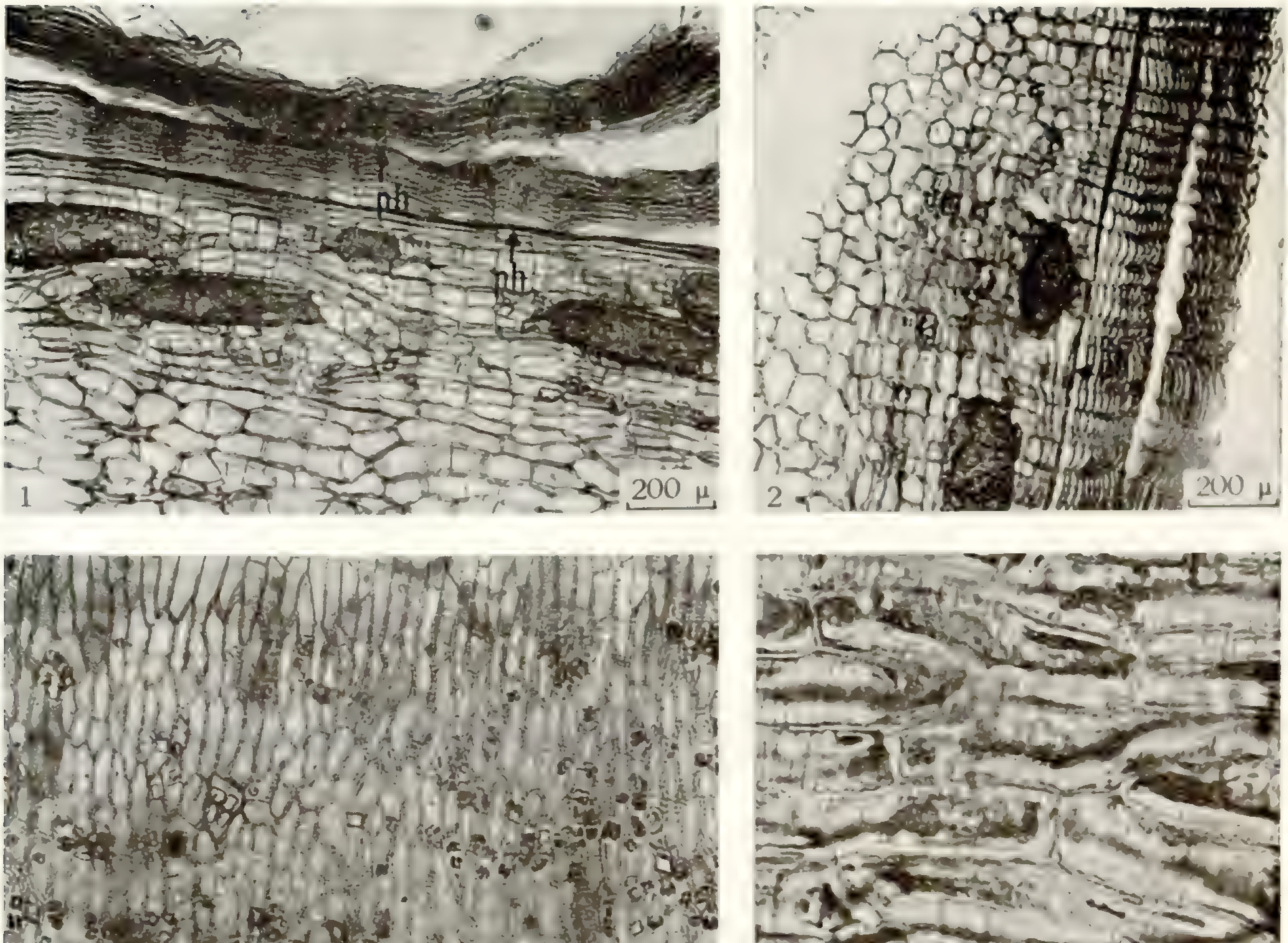


PLANCHE V

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 1, 1979,
section B, n° 3 : 191-211.

Connaissances caryologiques actuelles sur le genre *Bupleurum* L. (Umbelliferae) : nombres chromosomiques et nombres de base

par Anne-Marie Cauwet-Marc *

Mots-clés : *Bupleurum* L., *Hermas* Reichb., *Heteromorpha* Cham. et Schlechtd. *Nirarathamnus* Balf. — Caryologie, Polyploïdie, Dysploïdie, Aneuploïdie, Nombres de base.

Résumé. — L'étude caryologique de 322 populations de *Bupleurum* L. a permis à l'auteur de déterminer le nombre chromosomique de 76 taxons (espèces, sous-espèces, variétés). Juxtaposées aux résultats caryologiques précédemment acquis pour ce genre qui compte environ 200 espèces, ces données portent à 90 le nombre de taxons pour lesquels la garniture chromosomique est connue.

Abstract. — The caryological study of 322 populations of *Bupleurum* L. allowed the author to determine the chromosome number of 76 species, sub-species and varieties. Added to the previous results for this genus, composed of 200 species, these numbers let know the caryological characteristics of 90 taxons.

L'approche caryologique du genre *Bupleurum* L. fut abordé pour la première fois en 1930 par Schulz-Gaebel et Melderis. Depuis, et en particulier au cours des vingt dernières années, de nombreux résultats ont été publiés.

En effet, lorsqu'en 1967 nous avons entrepris l'étude caryosystématique du genre *Bupleurum* L., seuls les nombres chromosomiques de 25 espèces étaient connus. Actuellement, grâce au développement considérable des études de caryologie, 90 taxons ont pu être étudiés de ce point de vue. Les 322 populations pour lesquelles nous possédions des fixations nous ont amenée à déterminer le nombre chromosomique de 76 d'entre eux (espèces, sous-espèces et variétés) ; 51, soit plus de la moitié des données actuelles ont été citées pour la première fois par nous-même (Cauwet-Marc, 1976, fasc. II).

Si la caryologie a constitué l'une des bases de notre étude multidisciplinaire de biosystématique du genre *Bupleurum* L. dans le Bassin méditerranéen occidental, il n'en reste pas moins que les conclusions auxquelles nous avons abouti utilisaient, pour chacune des disciplines, l'ensemble des données actuellement connues pour le genre. C'est ainsi que nous avons relevé 390 nombres chromosomiques dans 59 articles se rapportant au genre *Bupleurum* L. et à quelques genres affines ; nous les avons réunis dans un tableau qui classe les taxons par ordre alphabétique et donne, pour chacun d'eux, le nombre chromosomique cité (n et $2n$), les auteurs ayant établi ce nombre, l'origine du matériel et, lorsqu'il s'agit de nos propres échantillons (ou d'échantillons récoltés pour nous), le numéro d'herbier correspondant.

* *Laboratoire de Biologie végétale, Centre Universitaire, 66025 Perpignan cedex.*

Liste des abréviations utilisées dans le tableau

J.B. = Jardin botanique ; H.A. = Haut Atlas ; M.A. = Moyen Atlas ; Pyr. c. = Pyrénées centrales ; Pyr. orient. = Pyrénées orientales ; Htes Pyr. = Hautes Pyrénées ; Pyr. ariég. = Pyrénées ariégeoises ; NEU = Herbier de l'Institut botanique de Neuchâtel ; C = Herbier A.-M. Cauwet déposé au Laboratoire de Botanique du Centre Universitaire de Perpignan.

L'ensemble des données du tableau fait ressortir trois caractéristiques essentielles du genre *Bupleurum* L. :

1. l'existence de 5 nombres de base différents : 4, 6, 7, 8 et 11 ;

2. l'importance prépondérante de la polyploïdie surtout chez les taxons du Bassin occidental de la Méditerranée ;

3. l'existence de phénomènes de dysploïdie (présence simultanée de 2 nombres de base dans le même taxon) et d'aneuploïdie (présence simultanée de deux nombres de base sur un même individu ou dans une même population).

Les nombres de base actuellement connus pour ce genre restent cependant très inégalement représentés :

— x = 4 a été signalé une seule fois chez *B. komarovianum* Lincz. par Gurzenkov et Gorovoy en 1971 ;

— x = 6 a été mis en évidence dans sept taxons dont trois (*B. triradiatum* Adams, *B. scorzonerifolium* Willd. et *B. longiradiatum* Lincz.) ont pour nombre de base à la fois 6 et 8 ;

— x = 11 a été cité 2 fois chez *B. rotundifolium* L. [1] (Melderis, 1930) et *B. bicaule* Helm. (Rostovtseva, 1976) ;

— x = 7 et x = 8 sont de beaucoup les plus fréquents ; à notre connaissance 17 espèces ont pour nombre de base x = 7 et 56 ont pour nombre de base x = 8 (Cauwet-Marc, 1979).

Nous remarquerons cependant que, si les nombres 7 et 8 peuvent se rencontrer chez une même espèce (*B. rigidum* L., *B. atlanticum* Murb. et *B. montanum* Coss.) de même que 6 et 8 (*B. scorzonerifolium* Willd., *B. triradiatum* Adams et *B. longiradiatum* Turcz.), les nombres de base 6 et 7 n'ont été cités jusqu'ici que chez *B. bicaule* Helm. et cela à des degrés différents de polyploïdie. Si nous sommes donc assurée des passages 8 → 6 et 8 → 7, nous attendrons de nouveaux comptages pour justifier le passage 7 → 6.

Sans entrer dans une interprétation détaillée de l'ensemble de ces données, l'existence dans le genre *Bupleurum* L. d'un individu de *B. komarovianum* Lincz. présentant 4 paires distinctes de chromosomes, permet de pressentir x = 4 comme le nombre de base originel du genre ; elle semble ainsi justifier l'hypothèse de Wanscher (1933 et 1934), qui faisait de 4 le nombre de base originel de la famille des Ombellifères.

1. Comme les nombreux comptages effectués depuis 1930 chez *B. rotundifolium* L. n'ont pas permis de retrouver ce nombre, il ne semble que l'on puisse retenir x = 11 comme nombre de base de cette espèce.

Taxons	n	2n	Auteurs	Origine [1]	N° Herbier
**B. acutifolium* Boiss.		32	Cauwet, 1976	Portugal : San Luis	*C 74.14*
**B. affine* Sadl.		16	Cauwet, 1967	J. B. Košice (Tchécoslovaquie) (J. B. Perpignan)	Plantule
B. aira Snog.		14	Snogerup, 1962	Grèce : Naxos	
**B. album* Maire	16	32	Cauwet, 1971	Maroc : Telouet (H. A.)	*C 69.71*
	16		Cauwet, 1975	Maroc : entre Telouet et Aït Tatlane (H. A.)	*C 72.26*
B. americanum Coult. et Rose	11		Bell et Constance, 1966	Yukon : nord de Whitehorse	
		28	Johnson et Packer, 1968	Amérique du Nord : mont Alberta	
		32	Johnson et Packer, 1968	Amérique du Nord : mont Alberta	
		14	Johnson et Packer, 1968	Alaska : Ogotoruk Creek	
		32	Packer et Pherson, 1974	Meade River (M. 72-412)	
	14		Constance, 1974 (*comm. pers.*)	Amérique du Nord	
	14	28	Cauwet, 1976	Amérique du Nord : Rocky Mountain of Wyoming Big Horn County (D. J. Crawford n° 784)	*C 73.01*
B. angulosum L.		14	Küpfer et Favarger, 1967	France : Pyrénées	
		14	Favarger et Küpfer, 1968	France : Gavarnie (Htes Pyr.)	
	7	14	Cauwet, 1967	France : col de Peyresourde (Pyr. c.)	*C 67.12*
	7	14	Cauwet, 1967	France : col du Pourtalet (Pyr. c.)	*C 67.10*
	7	14	Cauwet, 1967	France : col d'Aubisque (Pyr. c.)	*C 66.05*
	7	14	Cauwet, 1967	France : Laurenti (Pyr. ariég.)	*C 65.01*
	7	14	Cauwet, 1967	France : Vallée du Galbe (Pyr. orient.)	*C 66.07*

* Nombres chromosomiques établis pour la première fois par l'auteur.

1. Lorsque l'origine de la population étudiée n'était pas indiquée par l'auteur nous nous sommes limitée à citer le pays dans lequel l'étude avait été faite.
2. JC = fixations effectuées sur cultures au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, par J. Carbonnier. Herbiers correspondants déposés au laboratoire de Chimie du Muséum.
3. J. Co = fixations effectuées sur le terrain par J. Contandriopoulos (Marseille).
4. PK = fixations effectuées sur cultures à l'Institut de Botanique de Neuchâtel par P. Küpfer. Herbiers déposés à l'Institut de Botanique de Neuchâtel (Suisse).
5. JW = fixations effectuées sur le terrain par J. Wiffering (Leiden).
6. Publié par erreur sous le nom de *B. glumaceum* Sibt. et Sm. (Cauwet, 1967).
7. Certains des résultats rapportés ici l'ont été par des auteurs sous le nom de *B. falcatum* L. var. *scorzonerifolium* (Willd.) Ledeb.

Taxons	n	2n	Auteurs	Origine	N° Herbier
B. aristatum Bartl.		16	Cauwet, 1976	Espagne : El Tajal (Teruel)	*C 71.15*
B. atlanticum Murb.	7	14	Cauwet, 1975	Maroc : tizi n'Ghourane (H. A.)	*C 69.67*
*subsp. *atlanticum*	14	28	Cauwet, 1975	Maroc : Telouet (H. A.)	*C 72.14*
	14	28	Cauwet, 1975	Maroc : Telouet (H. A.)	*C 72.28*
	14	28	Cauwet et Carbonnier, 1976*b*	Maroc : Asni (H. A.)	*C 69.66*
	14	28	Cauwet et Carbonnier, 1976*b*	Maroc : Amizmiz (H. A.)	*C 69.65*
	14	28	Cauwet et Carbonnier, 1976*b*	Maroc : Telouet (H. A.)	*C 69.68*
*subsp. *mairei* (Panel. et Vindt) Cauwet et Carbonnier *comb. nova*	15	30,31 32	Cauwet et Carbonnier, 1976*a*	Maroc : tizi n'Fedghat (H. A.)	*C 72.29*
*subsp. *aiouense* Cauwet et Carbonnier	16	32	Cauwet, 1971	Maroc : Itzer (M. A.)	*C 69.70*
	16	32	Cauwet, 1975	Maroc : refuge de Tamdla (H. A.)	*C 72.34*
		32	Cauwet, 1975	Maroc Zaouia Ahensal (H. A.)	*C 72.43*
	16	32	Cauwet, 1975	Maroc : tizi n'Talhremt (H. A.)	*C 72.48*
	16	32	Cauwet, 1975	Maroc : entre Ifrane et Boulemane (M. A.)	*C 72.54*
	16		Cauwet, 1975	Maroc : piste vers Skoura (M. A.)	*C 72.57*
	16		Cauwet, 1975	Maroc : piste vers Skoura (M. A.)	*C 72.59*
*subsp. *algeriense* Cauwet et Carbonnier		32	Cauwet, 1976	Algérie : djebel Senalba	*C 75.180*
	16		Cauwet, 1976	Algérie : djebel Ksel	*C 75.182*
		32	Cauwet, 1976	Algérie : massif de l'Ouarsenis	*C 75.198*
		32	Cauwet, 1976	Algérie : massif de l'Ouarsenis	*C 75.202*
		32	Cauwet, 1976	Algérie : massif de l'Ouarsenis	*C 75.203*
B. aureum Fisch.	8		Håkansson, 1953	Origine inconnue	
		16	Malakhova, 1971	URSS : Sajan occidental	
		16	Kartashova, 1974	URSS : Vallée de l'Ob	
	8		Rostovtseva, 1975	URSS : Novosibirsk	
		16	Cauwet, 1976	URSS : J. B. Moscou (PK 66.618) [4]	*NEU*
		16	Cauwet, 1976	URSS : Tomsk (PK 69.200) [4]	*NEU*
**B. balansae* Boiss. et Reut. var. *balansae* (Boiss. et Reut.) J. Panelatti					
*f. *sessile* (Clary) Wolff		32	Cauwet, 1976	Algérie : Oran	*C 69.01*
		32	Cauwet, 1976	Algérie : Oran	*C 71.04*
		32	Cauwet, 1976	Algérie : oued Imbert (Oran)	*C 75.193*
		32	Cauwet, 1976	Algérie : djebel Murdjardjo (Oran)	*C 75.194*
		32	Cauwet, 1976	Algérie : sud de Cherchell	*C 75.196*

Taxons	n	2n	Auteurs	Origine	N° Herbier
*f. *mauritanicum* (Batt.) Wolff	16	32	Cauwet, 1976	Algérie : Ras el Mâ (Oran)	*C 75.184*
*var. *longiradiatum* Faure et Maire	16		Cauwet, 1976	Algérie : Aïn tataouine (Tlemcen)	*C 75.191*
**B. baldense* Turra		16	Cauwet, 1967	J. B. Dijon	Plantule
		16	Van Loon, Gadella et Kliphuis, 1971	France : Montpellier (Hérault)	
		16	Cauwet, 1976	France J. B. Nantes (JC 75.128) [2]	Plantule
**B. barceloi* Cosson	12	24	Cauwet, 1976	Iles Baléares : Soller	*C 72.77*
	12	24	Cauwet, 1976	Iles Baléares : J.B. Kew 73.733	*C 76.22*
B. bicaule Helm	6,11		Rostovtseva, 1975	URSS : Région d'Altai	
	14,18		Rostovtseva, 1975	URSS : Région d'Altai	
B. candollei Wall.	8		Wanscher, 1932	J. B. Copenhague	
	8		Mehra et Dhawan, 1971	Inde : W. Himalaya, Kilbari, Nainital	
		16	Cauwet, 1976	J. B. Halle (DDR)	Plantule
**B. croceum* Fenzl.		16	Cauwet, 1969	Turquie : bordure de champ à Asyon (J. Co.) [3]	*C 67.40*
**B. canescens* Schousb.		32	Cauwet, 1975	Maroc : Cap Rhir	*C 72.05*
		32	Cauwet, 1976	Maroc : Cap Rhir (Mathez n° 5969)	
		32	Cauwet, 1976	Maroc : Cap Rhir (Pelletier)	
**B. davisii* Snog.		16	Cauwet, 1967 [6]	Turquie Asoké (J. Co.) [3]	*C 70.07*
B. dianthifolium Guss.	8		Marano, 1954	Sicile : île Marettimo	
		32	Fabbri, 1969	Sicile : île Marettimo	
B. dilatatum Schur.		32	Baksay, 1957	Hongrie Centrale : monts Csokaka	
**B. distichophyllum* Wight. et Arn.		16	Cauwet, 1976	Inde : Palni (JC 74.243) [2]	Plantule
		16	Cauwet, 1976	Inde : Palni (Blasco)	*C 74.03*
**B. dumosum* Coss.		32	Cauwet, 1976	Maroc : entre Essaouira et Agadir (JC 74.173) [2]	Plantule

Taxons	n	2n	Auteurs	Origine	N° Herbier
B. euphorbioides Nakai		12	Gurzenkov et Gorovoy, 1971	URSS : montagne de Oblatchnaïa	
B. falcatum L.		16	Baksay, 1957	Montagnes de Hongrie	
	8		Bell et Constance, 1957	J. B. Liège	
		16	Chesnoy, 1962	Origine inconnue	
		16	Cauwet, 1967	France : Llo (Pyr. orient.)	*C 66.19*
		16	Cauwet, 1969	France : col du Pourtalet (Pyr. c.)	*C 67.29*
		16	Cauwet, 1969	France : col de la Gleize (Htes Alpes)	*C 68.17*
		16	Cauwet, 1971	France : versant sud du Ventoux (Alpes du Sud)	*C 68.20*
	8		Mehra et Dhawan, 1971	Inde : W. Himalaya, Rampur,Simla	
		16	Cauwet, 1976	France : montée du col d'Allos (Basses Alpes)	*C 68.19*
		16	Cauwet, 1976	France : Merey (Basses Alpes)	*C 68.21*
		16	Cauwet, 1976	France : Llo (Pyr. orient.)	*C 69.26*
		16	Cauwet, 1976	France : Trencada d'Ambulla (Pyr. orient.)	*C 69.41*
		16	Cauwet, 1976	France : La Foux (Basses Alpes)	*C 68.16*
		16	Cauwet, 1976	France : col d'Allos (Basses Alpes)	*C 68.18*
		16	Cauwet, 1976	J. B. Halle (PK 68.238) [4]	Plantule
		16	Cauwet, 1976	J. B. Dijon (PK 69.885) [4]	Plantule
		16	Cauwet, 1976	France : Ste Énimie (Cévennes) (PK 61) [4]	*C 70.09*
		16	Cauwet, 1976	J. B. Leipzig (PK 69.1130) [4]	Plantule
		16	Cauwet, 1976	Suisse : Gd Veymont (PK 72.1427) [4]	*NEU*
		16	Cauwet, 1976	J. B. Bratislava (PK 70.1567) [4]	*NEU*
		16	Cauwet, 1976	Népal : Kando (Dobremez RCP Népal)	*C 73.10*
var. *exaltatum* M.-B.		16	Cauwet, 1976	France : Melezen (Basses Alpes) (PK 70.723) [4]	*NEU*
var. *scorzonerifolium* (Willd.) Ledeb. (cf. *B. scorzonerifolium* Willd.)					
B. faurelii Maire	16	32	Cauwet, 1975	Maroc : massif de Tichchoukt (M. A.)	*C 72.56*
* *B. foliosum* Salzm.	7	14	Cauwet, 1975	Maroc : belvédère de Sidi Amar (Tanger)	*C 72.76*

Taxons	n	2n	Auteurs	Origine	N° Herbier
B. fruticescens L.					
*var. *fruticescens*	16	32	Cauwet, 1969, 1970	Espagne : Zaragoza	*C 67.07*
	16	32	Cauwet, 1969, 1970	Espagne : Bunol (Valence)	*C 67.03*
	16	32	Cauwet, 1969, 1970	Espagne : Riopar (Albacete)	*C 67.05*
	16	32	Cauwet, 1970	Espagne : Alcaraz (Albacete)	*C 67.06*
	16	32	Cauwet, 1975	Espagne : Badalona (Barcelona)	*C 71.07*
	16	32	Cauwet, 1975	Espagne : Nogueruela (Teruel)	*C 71.17*
	16	32	Cauwet, 1975	Espagne : Alcaniz (Teruel)	*C 71.16*
*var. *elatius* Lange	16	32	Cauwet, 1969, 1970	Espagne : Sa de Boumort (Catalogne)	*C 66.03*
		32	Cauwet, 1975	Espagne : Garganta de Organa (Catalogne)	*C 66.04*
		32	Cauwet, 1975	Espagne : Reus (Catalogne)	*C 71.18*
		32	Cauwet, 1975	Espagne : Manresa (Catalogne)	*C 72.78*
B. fruticosum L.		14	Wanscher, 1933	J. B. Kew, Copenhague et Édimbourg	
		14	Malheiros-Garde et Garde, 1951	J. B. Faculté des Sciences de Lisbonne	
		14	Cauwet, 1967	France : Villefranche du Conflent (Pyr. orient.)	*C 66.01*
		14	Cauwet, 1967	France : Cases de Pène (Pyr. orient.)	*C 66.02*
		14	Cauwet, 1976	France : Cases de Pène (Pyr. orient.)	*C 73.07*
		14	Cauwet, 1976	Espagne : Cazorla (Murcie)	*C 71.07*
		14	Cauwet, 1976	Espagne : Malaga (Malaga)	*C 72.83*
		14	Cauwet, 1976	Algérie : Cap Carbon (Bougie)	*C 75.163*
		14	Cauwet, 1976	Algérie : entre Tichy et Jijel (Kabylie)	*C 75.165*
		14	Cauwet, 1976	Algérie : environs de Blida	*C 75.175*
		14	Cauwet, 1976	France : Alpes-Maritimes	*C 70.327*
B. gerardi All.		16	Malheiros-Garde et Garde, 1951	Portugal : Santa Clara (Coimbra)	
		16	Cauwet, 1971	Turquie : versant sud Boz Dag (J.Coja [3]	*C 69.83*
		16	Queiros, 1972	Portugl : Quinta do Britelo, Braganca Valbom, na estrada para Penacova	

Taxons	n	2n	Auteurs	Origine	N° Herbier
		16	Cauwet, 1976	Portugal : Coimbra (PK 71.1345) [4]	NEU
		16	Cauwet, 1976	France : J. B. Nantes (JC) [2]	C 76.55
B. gibraltaricum Lam.		14	Cauwet, 1967	Espagne : Sa Nevada (Granada)	C 67.14
		14	Cauwet, 1967	Espagne : Santa Lucia (Jaen)	C 70.01
		14	Cauwet, 1967	Espagne : entre Ojen et Coin (Malaga)	C 71.11
		14	Cauwet, 1976	Algérie : Dhaya	C 75.186
		14	Cauwet, 1976	Algérie : Tlemcen	C 75.190
		14	Cauwet, 1976	Algérie : Sidi bel Abbès	C 75.192
		14	Cauwet, 1976	Algérie : Oran	C 75.195
		14	Cauwet, 1976	Tunisie : Zagouan	C 75.220
B. glumaceum Sibth. et Sm.		16	Snogerup, 1962	Grèce : Euboa, Paleochova	
	8	16	Cauwet, 1967	Grèce : mont Gamila (J.Co) [3]	C 66.25
B. gracile d'Urv.		14	Snogerup, 1962	Grèce : Cyclades	
B. handiense Bolle		32	Cauwet, 1976	Iles Canaries : Fuerteventura (J. B. Neûchatel)	C 76.01
		32	Cauwet, 1976	Iles Canaries : Fuerteventura (J. B. Perpignan)	C 76.22
		32	Cauwet, 1976	Jardin Botanique d'Oslo (JC 74.252) [2]	Plantule
B. heldreichii Boiss.		16	Cauwet, 1976	Turquie : Cappadoce (JC 71.100) [2]	C 71.10
B. irregulare Boiss. et Kotschy	8	16	Cauwet, 1971	Turquie : Bolkat Dag 2 500 m (J.Co) [3]	C 70.06
B. junceum L.		16	Cauwet, 1967	France : mont Ventoux	C 66.26
		16	Cauwet, 1967	J. B. Neuchâtel	C 67.16
		16	Cauwet, 1969	France : Apt (Vaucluse)	C 68.06
		16	Cauwet, 1969	France : Prats de Mollo (Pyr. orient.)	C 69.03
		16	Cauwet, 1969	France : Evol (Pyr. orient.)	C 69.02
		16	Cauwet, 1976	France : Massif de la Séranne (Hérault)	C 74.11
B. kaoi Liu, Chao, Chuang	6		Liu, Chao, Chuang, 1961	Taïwan	
B. karglii Vis.	8	16	Cauwet, 1967	Grèce : mont Gamila (J.Co) [3]	C 63.08

Taxons	n	2n	Auteurs	Origine	N° Herbier
B. komarovianum Lincz		8	Gurzenkov et Gorovoy, 1971	URSS : Kraskino	
		24	Cauwet, 1976	J. B. Muséum Paris (origine : Vladivostok)	*C 73.33*
B. lanceolatum Wall.	8		Mehra et Dhawan, 1971	Inde : W. Himalaya, Kehati, Almora	
B. lancifolium Hornem.		16	Wanscher, 1933	J. B. Kew, Copenhague et Édimbourg	
		16	Chesnoy, 1962	Origine inconnue	
		16	Cauwet, 1967	Yougoslavie : Zagreb (J. B. Perpignan)	*C 66.27*
		16	Queiros, 1972	Portugal : Portela do Gato, Coimbra	
		16	Djerdjour et Guittonneau, 1976	Algérie : Hoggar (Terhenanet)	
		16	Cauwet, 1976	Turquie : Izmir-Bornova (PK 73.775) [4]	*C 73.03*
		16	Cauwet, 1976	Portugal : Oeiras (PK 71.561) [4]	*C 71.23*
		16	Cauwet, 1976	Maroc : Oulmès (JC 74.172) [2]	Plantule
* *B. lateriflorum* Cosson	14	28	Cauwet, 1975	Maroc : Hte vallée de l'Ourika (H.A.)	*C 72.19*
	14	28	Cauwet, 1975	Maroc : Hte vallée de l'Ourika (H.A.)	*C 72.20*
	14	28	Cauwet, 1975	Maroc : Basse vallée de l'Ourika (H.A.)	*C 72.25*
B. longifolium L.	8	16	Schulz-Gaebel, 1930	Origine inconnue	
	8		Wanscher, 1931	Origine inconnue	
		16	Cauwet, 1967	Suisse : Creux du Van (Jura)	*C 66.09*
	8		Cauwet, 1976	France : J. B. La Jaysinia (Samoëns — Htes Alpes)	*C 72.137*
		16	Cauwet, 1976	France : Jardin Alpin du Muséum de Paris (JC 74.124) [2]	*C 74.01*
		16	Cauwet, 1976	France : col du Lautaret	*C 69.108*
		16	Cauwet, 1976	D.D.R. : Iéna (PK 67.422) [4]	*C 67.422*
B. longiradiatum Turcz.	8		Saito *in* Bell et Constance, 1957	Japon : mont Yatsugatake	
		12	Gurzenkov et Gorovoy, 1971	URSS : Vladisvostok	
	6		Cauwet, 1976	J. B. Institut de Neuchâtel (origine Moscou)	*C 69.10*
* *B. lophocarpum* Boiss. et Ball.		16	Cauwet, 1976	Turquie : Emmenek (J.Co) [3]	*C 70.04*

Taxons	n	2n	Auteurs	Origine	N° Herbier
B. martjanovii Kryl.		14	Malakhova, 1971	URSS : Sajan occidental	
B. mesatlanticum Lit. et Maire	16 + 1 ou 2B	32 + 2B	Cauwet, 1975	Maroc : tizi n'Tirrhist (H.A.)	*C 72.40*
	16	32	Cauwet, 1975	Maroc : Michlifène (M.A.)	*C 72.50*
	16	32	Cauwet, 1975	Maroc : M. F. de Tageneit (M.A.)	*C 72.60*
	16	32	Cauwet, 1975	Maroc : Dayet Ifrah (M.A.)	*C 72.62*
B. montanum Cosson		28,30	Cauwet, 1975	Maroc : vallée de l'Ourika (H.A.)	*C 72.17*
		30	Cauwet, 1975	Maroc : région d'Ifrane (M.A.)	*C 72.66*
	14	28	Cauwet, 1975	Maroc : M. F. de Tafechna (M.A.)	*C 72.74*
		32	Cauwet, 1976	Algérie : col de Tirourda (Kabylie)	*C 75.154*
		28,30	Cauwet, 1976	Algérie : col de Tirourda (Kabylie)	*C 75.155*
		28,30	Cauwet, 1976	Algérie : col de Terny (Oran)	*C 75.187*
		28	Cauwet, 1976	Algérie : environs d'Aumale	*C 75.206*
		28,30	Cauwet, 1976	Algérie : environs de Boghar (Alger)	*C 75.200*
		30	Cauwet, 1976	Algérie : environs de Boghar (Alger)	*C 75.199*
		30	Cauwet, 1976	Algérie : Djebel Tougem (Batna)	*C 75.215*
B. mucronatum Wigh et Walk.-Arnott		16	Cauwet, 1971	Inde : Palmi (F. Blasco)	Plantule
		16	Cauwet, 1976	Ceylan (W. Theobald)	Plantule
		16	Cauwet, 1976	Inde : Palmi (JC 73.95) [2]	Plantule
B. multinerve DC.		14	Cauwet, 1969	J. B. Moscou (PK 69.82) [4]	*C 69.09*
	7,8		Rostovtseva, 1975	URSS : région de l'Altai	
		14	Cauwet, 1976	URSS : région de l'Altai (JC 74.107) [2]	Plantule
		14	Cauwet, 1976	URSS : Kirovsk (PK 68.314) [4]	*C 71.448*
B. mundtii Cham. et Schlechtd.		16	Cauwet, 1971	Afrique du Sud : Natal (Culture RCP 286)	Plantule
B. nodiflorum Smith		16	Cauwet, 1976	Jordanie : Irbid près de Deir — Eisseinah (JC 76.07) [2]	Plantule
B. oligactis Boiss. *var. *oligactis*		32	Cauwet, 1976	Algérie : djebel Aïn Drinn (Batna)	*C 75.208*
		32	Cauwet, 1976	Algérie : djebel Touguem (Batna)	*C 75.209*
	16	32	Cauwet, 1976	Algérie : environs de Timgad	*C 75.217*
		32	Cauwet, 1976	Algérie : environs de Kenchela	*C 75.218*

Taxons	n	2n	Auteurs	Origine	N° Herbier
		32	Cauwet, 1976	Tunisie : djebel Zagouan	*C 75.221*
		32	Cauwet, 1976	Tunisie : monts de Teboursouk	*C 75.222*
	16	32	Cauwet, 1976	Tunisie : monts de Teboursouk	*C 75.223*
		32	Cauwet, 1976	Tunisie : M. F. de El Kesra (Maktar)	*C 75.225*
*var. *choulettei* (Pomel) J. Panelatti *comb. nov.*		32	Cauwet, 1976	Algérie : environs de Souk-Arhas	*C 75.226*
**B. olympicum* Boiss.		16	Cauwet, 1967	Grèce : mont Olympe (J.Co) [3]	*C 63.02*
**B. parnassicum* Halacsy		16	Cauwet, 1967	Grèce : mont Parnasse — Gourna (J.Co) [3]	*C 63.09*
**B. pauciradiatum* Fenzl		16	Cauwet, 1976	URSS : Erevan (JC 74.100) [2]	*C 73.02*
**B. petiolare* Lap.		16	Cauwet, 1967	France : Escoutou (Pyr. orient.)	*C 65.02*
		16	Cauwet, 1967	France : Escoutou (Pyr. orient.)	*C 66.10*
		16	Cauwet, 1967	France : Escoutou (Pyr. orient.)	*C 66.11*
		16	Cauwet, 1967	France : Carruby (Pyr. orient.)	*C 67.15*
		16	Cauwet, 1967	France : Carruby (Pyr. orient.)	*C 68.13*
B. petraeum L.	7		Favarger, 1959	Italie : Grigna méridionale	
	7		Ritter, 1973	France : col Guignaise (Diois)	
	7		Cauwet, 1976	France : col d'Allos (Pyr. orient.)	*C 68.05*
	7	14	Cauwet, 1976	France : Devoluy	*C 74.08*
	7	14	Cauwet, 1976	France : Devoluy	*C 74 09*
B. plantagineum Desf.		28	Bell *in* Bell et Constance, 1960	J. B. Muséum Paris	
		28	Cauwet, 1976	J. B. Muséum Paris	*C 76.12*
	14	28	Cauwet, 1976	Algérie : Cap Carbon (Bougie)	*C 75.170*
		28	Cauwet, 1976	Algérie : Cap Carbon (Bougie)	*C 75.171*
		28	Cauwet, 1976	Algérie : Cap Carbon (Bougie)	*C 75.172*
		28	Cauwet, 1976	J. B. Muséum (JC 73.35) [2]	Plantule
**B. polyphyllum* Ledeb.	8	16	Cauwet, 1976	URSS : Erevan (PK 69.586) [4]	*C 69.586*
**B. pulchellum* Boiss. et Heldr.		16	Cauwet, 1976	Turquie : Asoké (J.Co 70.182) [3]	*C 70.182*
B. ranunculoides L.		14	Favarger et Huynh, 1964	Italie : Pizzocollo et Cogne (val d'Aoste)	
		14	Favarger, 1965	France : col de Turini (Alpes maritimes)	

Taxons	n	2n	Auteurs	Origine	N° Herbier
B. ranunculoides L. (suite)		14	Favarger, 1965	Italie : val Cristone (Alpes cottiennes)	
		14	Favarger, 1965	Italie : vallée de Cogne (Val d'Aoste)	
		14	Favarger, 1965	Suisse : Arzo (Tessin)	
		14	Favarger, 1965	Italie : Monte Pizzocollo (lac de Garde)	
		14	Favarger, 1965	Suisse : Schönbühl (sur Zermatt)	
		14	Favarger, 1965	J. B. Kosice, Balanska Tatry	
		14	Favarger et Küpfer, 1968	France : Cambre d'Aze (Pyr. orient.)	
	7	14	Cauwet, 1967, 1970	France : Cambre d'Aze (Pyr. orient.)	*C 67.30*
	7	14	Cauwet, 1967, 1970	France : Cambre d'Aze (Pyr. orient.)	*C 67.31*
	7	14	Cauwet, 1967, 1970	France : Cambre d'Aze (Pyr. orient.)	*C 65.03*
		14	Cauwet, 1967, 1970	France : Cambre d'Aze (Pyr. orient.)	*C 66.23*
		14	Cauwet, 1967, 1970	France : Eyne (Pyr. orient.)	*C 66.21*
	7	14	Cauwet, 1971	France : chaîne frontière (Pyr. orient.)	*C 69.40* à *C 69.44*
		14	Cauwet, 1971	France : mont Ventoux (Alpes)	*C 70.14*
		14	Cauwet, 1971	France : Ceillac (Alpes)	*C 69.30*
		14	Cauwet, 1971	Italie : Fenestrelle, val Cristone	*C 69.18*
	7	14	Cauwet, 1971	France : Belloc (Pyr. orient.)	*C 68.21* à *C 68.25*
		14	Cauwet, 1971	France : Latour de Carol (Pyr. orient.)	*C 69.33*
		14	Cauwet, 1971	France : Tour du Mir (Pyr. orient.)	*C 69.36* à *C 69.38*
		14	Cauwet, 1971	France : Tour du Mir (Pyr. orient.)	*C 69.49* à *C 69.52*
		14	Cauwet, 1971	France : Brangoly (Pyr. orient.)	*C 69.12* à *C 69.16*
		14	Cauwet, 1971	France : col de la Régine (Pyr. orient.)	*C 69.29*

Taxons	n	2n	Auteurs	Origine	N° Herbier
B. ranunculoides L. (suite)		14	Cauwet, 1971	France : Batère (Pyr. orient.)	*C 69.20* à *C 69.28*
		14	Cauwet, 1971	France : Prats de Mollo (Pyr. orient.)	*C 69.47* et *C 69.48*
		14	Cauwet, 1971	France : Puigmal (Pyr. orient.)	*C 69.46*
		14	Küpfer *(comm. pers.)*	Espagne : Pena Redonda (Palencia)	*NEU 01321*
				Suisse : Tessin	*NEU 01335*
		14	Cauwet, 1976	France : Angoustrine (Pyr. orient.)	*C 70.16* à *C 70.22*
				France : Llo (Pyr. orient.)	*C 69.34*
				France : Queyras Abries (Alpes)	*C 70.21*
				France : Dorres (Pyr. orient.)	*C 70.23* à *C 70.28*
		21	Cauwet, 1971	France : Belloc (Pyr. orient.)	*C 69.31* et *C 69.32*
	14	28	Küpfer et Favarger, 1967	France : Htes Pyr. et Ariège	
	14	28	Favarger et Küpfer, 1968	France : Gavarnie (Htes Pyr. et Ariège)	
	14	28	Cauwet, 1967	France : Laurenti (Pyr. ariég.)	*C 65.04* et *C 66.22*
		28	Cauwet, 1967	France : Port de Pailhères (Pyr. ariég.)	*C 68.28* et *C 69.45*
		28	Cauwet, 1967	France : Porteille d'Orlu (Pyr. orient.)	*C 67.32*
		28	Cauwet, 1967	France : Pic de la Pelade (Pyr. orient.)	*C 67.33*
		28	Cauwet, 1971	France : Fontaine de la Perdrix (Pyr. orient.)	*C 69.17*
		28	Cauwet, 1971	France : vallée d'Ossau (Pyr. c.)	*C 69.52*
		28	Cauwet, 1976	Espagne : Torla (Huesca) (PK) [4]	Plantule
		28	Küpfer (*comm. pers.*)	France : Pic du Midi (Pyr. c.)	*NEU 01302*
		28	Küpfer (*comm. pers.*)	France : Colombey de Gex (Jura)	*NEU 01331*
		28	Küpfer (*comm. pers.*)	Suisse : Dôle (canton de Vaud)	*NEU 01294*
		28	Küpfer (*comm. pers.*)	France : Pas de la Balme (Vercors)	*NEU 01337*
		42	Reese (*in* Löve et Löve), 1961	Origine inconnue	
		42	Favarger, 1965	France : Chasseron (Jura)	
		42	Favarger, 1965	Suisse : Säntis (J. B. Saint Gall)	

Taxons	n	2n	Auteurs	Origine	N° Herbier
B. ranunculoides L. (suite)		42	Küpfer, 1969	Espagne : Picos de Europa (monts Cantabriques)	*NEU 01336*
		42	Küpfer (*comm. pers.*)	Suisse : Gantrisch	*NEU 01297*
		42	Cauwet, 1976	Suisse : Creux du Van (Jura)	*C 66.20*
var. *telonense* Gren.		14	Küpfer (*comm. pers.*)	France : Montpellier le Vieux (Cévennes)	*NEU 01318*
		14	Küpfer (*comm. pers.*)	France : Sainte-Baume (Maures)	*NEU 01334*
		14	Küpfer (*comm. pers.*)	France : Ventoux (Basses Alpes)	*NEU 01333*
		28	Cauwet, 1969	France : Alaric (Corbières audoises)	*C 68.26*
		28	Cauwet, 1969	France : Alaric (Corbières audoises)	*C 68.27*
		14	Cauwet, 1976	France : Massif de la Seranne (Cévennes)	*C 74.12*
**B. rigidum* L. subsp. *rigidum*					
*f. *rigidum*		16	Cauwet, 1967	France : Baixas (Pyr. orient.)	*C 66.13*
		16	Cauwet, 1967	France : Alès (Gard)	*C 67.21*
		16	Cauwet, 1976	Espagne : Peal de Becerros (Teruel)	*C 71.15*
		16	Cauwet, 1976	France : Alès (Gard)	*C 68.08*
		16	Cauwet, 1976	France : Alès (Gard)	*C 68.09*
		16	Cauwet, 1976	France : St Guilhem le Désert (Hérault)	*C 74.10*
*f. *robustum*		16	Cauwet, 1969	Espagne : montagne de Tost (Catalogne)	*C 67.19*
		16	Cauwet, 1969	France : Alaric (Corbières audoises)	*C 68.10*
		16	Cauwet, 1976	Espagne : Seo de Urgell	*C 72.81*
*f. *angustifolium* Lange		16	Cauwet, 1969	Espagne : Sierra de Segura	*C 67.18*
		16	Cauwet, 1971	Maroc : chênaie près d'Oulmès	*C 68.72*
		16	Cauwet, 1975	Maroc : Zaouia — Ahensal (H. A.)	*C 72.44*
		16	Cauwet, 1975	Maroc : forêt d'Ifrane (M. A.)	*C 72.69*
	8 + 1B	16 + 1B	Cauwet, 1975	Maroc : M. F. Tafechna (M. A.)	*C 72.73*
		16	Cauwet, 1976	Algérie : Dhaya (Oran)	*C 75.185*
		16	Cauwet, 1976	Algérie : col de Terny (Oran)	*C 75.189*
subsp. *paniculatum* Brot.		14	Garde et Malheiros-Garde, 1949	Portugal : Departamento de Sistematica da estaceo Agronomica Nacional de Sacavem	
	8		Garde et Malheiros-Garde, 1954	Portugal : E.A.N. Sacavem	

Taxons	n	2n	Auteurs	Origine	N° Herbier
		14	Queiros, 1972	Portugal : Sousselas	
		16	Cauwet, 1976	Portugal : Rio de Galichas (JC 74.167) [2]	Plantules
		16	Cauwet, 1976	Portugal : J. B. Coimbra	*C 73.04*
		16	Cauwet, 1976	Portugal : Sousselas (leg. Queiros)	*C 75.07*
		16	Cauwet, 1976	Portugal : J. B. Coimbra	*C 70.11*
B. rotundifolium L.	11		Melderis, 1930	Origine inconnue	
	8		Schulz-Gaebel, 1930	Origine inconnue	
		16	Tamanschjan, 1933	Origine inconnue	
		16	Delay, 1947	Origine inconnue	
	8		Garde et Malheiros-Garde, 1954	Origine inconnue	
		16	Cauwet, 1967	J. B. Dijon (Côte d'Or)	*C 67.22*
		16	Cauwet, 1969	J. B. Moscou et Paris [2]	Plantule
		16	Cauwet, 1971	Turquie : Ankara	*C 70.38*
		16	Cauwet, 1976	France : St Crépin (Htes Alpes)	*C 69.04*
		16	Cauwet, 1976	France : Millau (Aveyron)	*C 74.04*
	8		Kordjum, 1967	Origine inconnue	
B. sacchalinense Schmidt		12	Susuka, 1953	Origine inconnue	
		12	Gurzenkov et Gorovoy, 1971	URSS : île Sacchaline	
• *B. salicifolium* Soland.		32	Cauwet, 1970	J. B. Neuchâtel (Suisse)	*C 69.60*
		32	Cauwet, 1976	J. B. Brunoy, Muséum Paris	*C 74.07*
B. scorzonerifolium Willd. [7]		16	Liu, Chao, Chuang, 1961	Japon	
		12	Gurzenkov et Gorovoy, 1971	URSS : Tcherniatino (Extrême Orient soviétique)	
		16	Gurzenkov et Gorovoy, 1971	URSS : Oussouriisk (Extrême Orient soviétique)	
	6	12	Rostovtseva, 1975	URSS : Touvinskaia	
		16	Cauwet, 1976	J. B. Riga (JC 74.117) [2]	Plantule
B. semicompositum L.	8		Garde et Malheiros-Garde, 1954	J. B. Copenhague	
		16	Dahlgren, Karlson, Lassen, 1971	Iles Baléares	
		16	Cauwet, 1976	Maroc : Aït Baja (Anti-Atlas) (JC 75.75) [2]	Plantule

Taxons	n	2n	Auteurs	Origine	N° Herbier
B. sibthorpianum Smith			Cauwet, 1967	Grèce : mont Olympe — Kyllini (J.Co) [3]	*C 63.07*
B. spinosum Gouan				Espagne : *Sa Nevada* :	
var. *spinosum*	16	32	Cauwet, 1969, 1970	km 21 : Rte Grenade Solynieve	*C 66.14*
		32	Cauwet, 1969, 1970	km 21 : Rte Grenade Solynieve	*C 67.24*
		32	Cauwet, 1969, 1970	km 21 : Rte Grenade Solynieve	*C 71.15*
	16	32	Cauwet, 1969, 1970	Dornajo	*C 67.25*
	16	32	Cauwet, 1971	San Geronimo	*C 67.23*
		32	Cauwet, 1971	Mulhacen (versant sud)	*C 69.05*
		32	Cauwet, 1971	Mulhacen (versant sud)	*C 69.06*
				Maroc : Haut-Atlas :	
var. *mauritanicum* Cauwet		32	Cauwet, 1971	Erdouz	*C 69.82*
		32	Cauwet, 1971	Oukameiden	*C 69.78*
	16	32	Cauwet, 1971	Oukameiden	*C 69.81*
		32	Cauwet, 1971	Azilal	*C 69.76*
	16	32	Cauwet, 1971	Cirque de Jaffar-Ayachi	*C 69.79*
				Maroc : Moyen-Atlas :	
	16	32	Cauwet, 1971	Aguelmane Sidi Ali	*C 69.80*
				Maroc : Haut-Atlas :	
	16	32	Cauwet, 1975	tizi n'Tichka	*C 72.15*
		32	Cauwet, 1975	Agaïouar	*C 72.22*
	16	32	Cauwet, 1975	Agaïouar	*C 72.23*
		32	Cauwet, 1975	tizi n'Fedghat	*C 72.30*
		32	Cauwet, 1975	refuge de Tamdla	*C 72.33*
				Maroc : Moyen-Atlas :	
	16	32	Cauwet, 1975	Jebel Hayan	*C 72.52*
		32	Cauwet, 1975	Piste Boulemane-Skoura	*C 72.58*
		32	Cauwet, 1975	M. F. Tageneit	*C 72.63*
		32	Cauwet, 1976	Algérie : Chrea (Blida)	*C 76.04*
		32	Cauwet, 1976	tizi n'Kouilal (Kabylie)	*C 75.151*
		32	Cauwet, 1976	Djebel Senalba (Djelfa)	*C 75.179*
		32	Cauwet, 1976	Sidi Bouzhide (Aflou)	*C 75.181*
		32	Cauwet, 1976	col de Telnet (Batna)	*C 75.210*
		32	Cauwet, 1976	col de Teniat el Bou Irhial (Timgad)	*C 75.216*
		32	Cauwet, 1976	Chrea (Blida) (JC 75.80) [2]	Plantule
		32	Cauwet, 1976	Aurès (JC 75.138) [2]	Plantule

TAXONS	n	2n	AUTEURS	ORIGINE	N° HERBIER
B. stellatum L.		14	KÜPFER et FAVARGER, 1967	Alpes	
	7	14	CAUWET, 1967	Corse : Punto del Oriente	*C 66.16*
		14	CAUWET, 1969	France : Pelvoux (Alpes)	*C 68.12*
		14	CAUWET, 1976	J. B. la Jaysinia (Samoëns, Alpes)	*C 72.139*
		14	CAUWET, 1976	La Creuzaz (J. B. Genève)	Plantule
		14	CAUWET, 1976	Suisse : mont Catagne (Valais) (JC 75.83) [2]	Plantule
B. subovatum Link		16	WANSCHER, 1933	Origine inconnue	
		16	CAUWET, 1976	J. B. Jérusalem (PK 71.471) [4]	*C 71.22*
* *B. subspinosum* Maire et Weiller	16	32	CAUWET, 1975	Maroc : tizi n'Tazazerte (Anti Atlas-Sargho)	*C 72.09*
* *B. subuniflorum* Boiss. et Heldr.		16	CAUWET, 1971	Turquie : près de Termessos (J. Co) [3]	*C 68.29*
* *B. sulfureum* Boiss. et Ball.		16	CAUWET, 1971	Turquie : entre Ankara et Asyon (J.Co) [3]	*C 70.05*
				près d'El Mali (J.Co) [3]	*C 68.33*
B. tenue Don.	8		MEHRA et DHAWAN, 1970	Inde : W. Himalaya, Bhimtal, Nainital	
	8	16	CAUWET, 1976	Inde : W. Himalaya (Dobremez, 901)	*C 71.01*
B. tenuissimum L.		16	WANSCHER, 1933	J. B. Kew, Copenhague et Édimbourg	
		16	WULFF, 1937	Origine inconnue	
		16	TARNAVCHI, 1938	Origine inconnue	
		16	GARDE et MALHEIROS-GARDE, 1949	J. B. Coimbra	
		16	POLYA, 1948	Origine inconnue	
		16	RODRIGUEZ, 1953	Origine inconnue	
		16	CAUWET, 1967	J. B. Godollo et Dijon	Plantule
		16	CAUWET, 1970	France : Étang de St Nazaire (Pyr. or.)	*C 67.27*
		16	CAUWET, 1976	Hollande : digue près d'Yerseke (JW) [5]	*C 69.07*

Taxons	n	2n	Auteurs	Origine	N° Herbier
		16	Schostman, 1970	France : Sologne et Val de Loire	
		16	Queiros, 1972	Portugal : Gala, Figueira da Foz	
**B. tianschanicum* Freyn		14	Cauwet, 1967	J. B. Moscou (J.B. NEU)	Plantule
	7		Cauwet, 1969	J. B. Moscou (J.B. NEU)	*C 69.08*
B. triradiatum Adams		16	Zhukova, 1966	J. B. Moscou	
		12	Gurzenkov et Gorovoy, 1971	URSS : montagne Bekeldeoul (Extrême Orient soviétique)	
	8		Rostovtseva, 1975	Aïan (Extrême Orient soviétique)	
Hermas					
Hermas villosa (Thumb.) Sond.	7		Constance *et al.*, 1976	Afrique du Sud : Steenberg plateaux	
Heteromorpha					
Heteromorpha trifoliata Eckl. et Zeyh	11		Constance *et al.*, 1971	Afrique du Sud : Steenberg plateaux	
Nirarathamnus					
Nirarathamnus asarifolius Balf.	11		Constance *et al.*, 1971	Afrique du Sud : Steenberg plateaux	

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAKSAY, L., 1957. — The cytotaxonomy of the species *Chrysanthemum maximum* Ram., *Centaurea montana* L., *Serratula lycopifolia* (Vill.) Kern. and *Bupleurum falcatum* L. ranging in Europe. *Ann. hist. nat. Mus. nat. Hung.*, S.N., **8** : 155-168.

BELL, C. R., et L. CONSTANCE, 1957. — Chromosome numbers in *Umbelliferae. Am. J. Bot.*, **44** (7) : 565-572.

— 1960. — Chromosome numbers, in *Umbelliferae* II. *Am. J. Bot.*, **47** (1) : 24-32.

— 1966. — Chromosome numbers in *Umbelliferae. III Am. J. Bot.*, **53** (5) : 512-520.

CAUWET, A. M., 1967. — Contribution à l'étude caryosystématique du genre *Bupleurum* L. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **114** (9) : 371-386.

— 1969. — Contribution à l'étude caryosystématique du genre *Bupleurum* L. II. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **116** : 19-28.

— 1970. — Contribution à l'étude caryosystématique du genre *Bupleurum* L. Thèse de 3e cycle, mars 1970, Montpellier, 165 p.

— 1971. — Contribution à l'étude caryosystématique du genre *Bupleurum* L. III. *Bull. Soc. bot., Fr.*, **118** : 55-68.

— 1975. — Contribution à l'étude caryosystématique du genre *Bupleurum* L. IV. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **122** : 371-384.

— 1976. — Biosystématique des espèces vivaces de *Bupleurum* L. (Umbelliferae) du Bassin méditerranéen occidental. Thèse de Doctorat, Perpignan : 848 p., 42 fig., 12 tabl., 40 pl., 24 cartes, 610 réf.

— 1979. — Contribution de la caryologie à la connaissance de la systématique et de la phylogénie du genre *Bupleurum* L. *Candollea*, **34** : 49-86.

CAUWET, A. M., et J. CARBONNIER, 1976*a*. — Recherches sur l'origine du *Bupleurum atlanticum* subsp. *mairei* endémique du Haut-Atlas marocain. *Candollea*, **31** : 17-35.

— 1976*b*. — Étude biosystématique du complexe *Bupleurum atlanticum* Murb. emend. Cauwet et Carbonnier en Afrique du Nord ; mise en évidence de nouvelles sous-espèces. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, Alger, **66** (3-4) : 5-38.

CHESNOY, L., 1962. — Étude caryologique du *B. lancifolium* et données sur deux espèces voisines. D.E.S., Paris.

CONSTANCE, L., T. L. CHUANG et R. BELL, 1971. — Chromosome numbers in Umbelliferae IV. *Am. J. Bot.*, **58** (6) : 577-587.

CONSTANCE, L., T. L. CHUANG et R. BELL, 1976. — *Ibid. Am. J. Bot.*, **63** (5) : 608-625.

DAHLGREN, R., T. KARLSON et P. LARSEN, 1971. — Studies on the Flora of the Balearic Islands. I. Chromosome numbers in Balearic Angiospermes. *Bot. Notiser*, **124** : 249-269.

DELAY, C., 1947. — Recherches sur la structure des noyaux quiescents chez les Phanérogames. *Revue Cytol. Biol. vég.*, **10** : 103-228.

DJERDJOUR, B., et G. G. GUITTONNEAU, 1976. — I.O.P.B. Chromosome number report, L II. *Taxon*, **25** (2-3) : 341-346.

FABBRI, E., 1969. — Il numero cromosomico di « *Bupleurum dianthifolium* Guss. » endemismo de Marettimo (Isole Egadi). *Inform. bot. ital.*, **1** (3) : 164-167.

FAVARGER, C., 1959. — Notes de caryologie alpine III. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, **82** : 255-285.

— 1965. — Notes de caryologie alpine IV. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, **88** : 5-60.

Favarger, C., et K. Huynh, 1964. — I.O.P.B. Chromosome numbers Reports II. *Taxon*, **13** : 201-209.

Favarger, C., et P. Küpfer, 1968. — Contribution à la cytotaxinomie de la flore alpine des Pyrénées. *Coll. Bot.*, **7** : 325-355.

Garde, A., et Malheiros-Garde, 1949. — Contribuiçao para o estudo cariologico da familia Umbelliferae I. *Agronomia lusit.*, **11** : 91-140.

— 1954. — Contribuiçao para o estudo cariologico da familia Umbelliferae III. *Broteria*, **23** : 5-35.

Gurzenkov, N. M., et P. G. Gorovoy, 1971. — Nombres chromosomiques des Ombellifères d'Extrême-Orient (en russe). *Bot. J.*, USSR, **12** : 1805-1815.

Hakansson, A., 1953. — Some chromosome number in Umbelliferae. *Bot. Notiser*, **3** : 301-307.

Johson, A. W., et J. G. Packer, 1968. — Chromosome numbers in the Flora of Ogotoruk Creek, N.W. Alaska. *Bot. Notiser*, **121** : 403-456.

Kartashova, N. N., 1974. — Étude des chromosomes de quelques représentants de la flore de la vallée de l'Ob. *Nauch. Dokl. Vyss. Shk. biol.*, **17** (4) : 114-119.

Kordjum, E. L., 1967. — Contribution à l'étude des nombres chromosomiques chez les Ombellifères. *Dopov. Akad. Nauk. ukr, RSR*, sér. B, **29** (1) : 89-93.

Küpfer, P., 1969. — Recherches cytotaxinomiques sur la Flore des montagnes de la Péninsule ibérique. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, **92** : 31-48.

Küpfer, P., et C. Favarger, 1967. — Premières prospections caryologiques sur la flore orophile des Pyrénées et de la Sierra Nevada. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **264** : 2463-2465.

Löve, A., et D. Löve, 1961. — Chromosome numbers of central and norwest european plant species. *Bot. Not. suppl. Opera Botanica*, nº 5 : 1-581, Lund.

Liu, T. S., C. Y. Chao et T. I. Chuang, 1961. — Umbelliferae of Taiwan. *Q. J. Taiwan Mus.*, **14** : 15-47.

Malakhova, L. A., 1971. — Nombre de chromosomes des plantes de haute montagne du Sajan occidental. *Nauch. Dokl. Skk. biol. Nauki*, SSSR, **14** : (1) 97-104.

Malheiros-Garde, N., et A. Garde, 1951. — Contribuiçao para o estudo cariologico da familla Umbelliferae II. *Genet. iber.*, **3** : 23-35.

Marano, I., 1954. — Lo svilutto del fliore in *B. dianthifolium* Guss. con particulare riguardo ad nuevo corpo citoplasmatico fibrillare nella sporogenesa. *Nuovo G. bot. ital.*, **61** (2-3) : 201-213.

Mehra, P. N., et H. Dhawan, 1971. — I.O.P.B. Chromosome numbers reports XXXIV. *Taxon*, **20** (5-6) : 785-797.

Melderis, A., 1930. — Chromosome numbers in Umbelliferae. *Acta Horti bot. Univ. latv.*, **5** : 1-8.

Packer, J. G., et G. D. Pherson, 1974. — Chromosome numbers in some vascular plants from northern Alaska. *Can. J. Bot.*, **52** (5) : 1095-1099.

Polya, L., 1948. — Chromosome numbers of certain Alkali plants. *Arch. Biol. Hung*, **2** (18) : 145-148.

Queiros, M., 1972. — Contribuiçao eo conhecimento citotaxonomico das *Spermatophyta* de Portugal VII. *Umbelliferae. Anu. Soc. broteriana*, **38** : 293-314.

Ritter, J., 1973. — Sur la caryologie et la phytosociologie de quelques espèces d'un secteur des Préalpes françaises. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, **167** (2) : 240-243.

Rodriguez, J. E. de, 1953. — Contribuiçao para o conhocimento cariologica das halofitas e psamofitas literais. *Diss. Univ. Coimbra*, 210 p.

Rostovtseva, T. S., 1975. — Le nombre et la structure des chromosomes pachytènes chez certaines espèces du genre *Bupleurum* L. *Cytologia i Genetika*, **9** (4) : 310-312.

Schostman, H. D., 1970. — Contribution à la caryologie des Angiospermes de la Sologne et du Val de Loire II. *Bull. Cent. Étud. Rech. scient., Biarritz*, **8** (2) 199-257.

Schulz-Gaebel, H. H., 1930. — Entwicklungs geschichtlichzytologische studien on der Umbelliferen. Unter familie del Apioideen. *Beitr. Biol. Pfl.*, **18** : 345-398.

Snogerup, S., 1962. — Studies in the Aegean Flora IV *Bupleurum flavum* Forsk. and related species. *Bot. Not.*, **115** (4) : 357-375.

Susuka, O., 1953. — Chromosome numbers in pharmaceutical plants II. *Seiken Zihô*, **6** : 79.

Tamanschjan, 1933. — Materials for the karyosystematics of the cultivated and wild growing species of the family *Umbelliferae. Bull. Applied Bot. Plant Breeding*, **2** (2) : 137-164.

Tarnavchi, I., 1938. — Karyologische Untersuchungen and Halophyten aus Rumanien un Lichte zytookologischen und zyto-geographischen Forschung. *Bull. Fac. Stiint. Cernanti*, **12** : 68-106.

Van Loon, J. C., T. W. Gadella, et E. Kliphuis, 1971. — Cytological studies in some flowering plants from southern France. *Acta bot. neerl.*, **20** (1) : 157-166.

Wanscher, J. H., 1931. — Studies on the chromosome numbers of the Umbelliferae. *Hereditas*, **15** : 179-184.

— 1932. — Studies on the chromosome numbers of the Umbelliferae II. *Bot. Tidsskr.*, **42** : 49-58.

— 1933. — Studies on the chromosome numbers of the Umbelliferae III. *Bot. Tidsskr.*, **42** : 384-399.

— 1934. — The basic chromosome number of the higher plants. *The New Phytologist*, **33** : 101-126.

Wulff, H. D., 1937. — Chromosomenstudien an der schleswigholsteinischen Angiosperm. Flora I. *Deutscher Botanische Gesellschaft*, **55** : 262-269.

Zhukova, P. G., 1966. — Chromosome numbers in some species of plants of the north eastern part of the URSS. *Bot. Zh. SSSR*, **51** : 1511-1516.

Manuscrit déposé le 5 mars 1979.

Addendum

L'article de T.S. Rostovtseva (Nombres chromosomiques de quelques espèces de la famille des Apiacées de Sibérie méridionale, *Bot. Zhurn.* 1976, **61** : 93-99) ayant été récemment porté à notre connaissance, nous demandons au lecteur de bien vouloir ajouter au tableau les indications suivantes : *B. aureum* Fisch. (n = 8) — *B. bicaule* Helm. (n = 6, 11, 14, 18) — *B. multinerve* DC. (n = 7, 8) — *B. pusillum* Krylov (2n = 12) — *B. scorzonerifolium* Willd. (n = 6, 2n = 12) — *B. triradiatum* Adam (n = 8).

Par ailleurs, en ce qui concerne *B. montanum* Cosson les données se rapportant à Cauwet, 1971, ont été omises. Il convient d'ajouter : 2n = 32 — Maroc : vallée de l'Oukameiden (H.A.), vallée d'Asni (H.A.), Bine el Ouidane (M.A.), col du Zad (M.A.).

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., 1, 1979,
section B, n° 3 : 213-263.

Constituants du genre *Bupleurum* L. (Umbelliferae) : mise au point des connaissances actuelles

par Jacques Carbonnier et Anne-Marie Cauwet-Marc *

Mots-clés : *Umbelliferae, Bupleurum, Hermas, Heteromorpha, Nirarathamnus, Rhyticarpus.* Phytochimie. Chimiotaxonomie. Constituants ; acides éthyléniques, alcools, cétones, coumarines, cyclohexadiènes, flavonols, glycosides, holosides, itols, lignanes, monoterpènes, polyines, polyphénols, saikogénines, saikosaponines, saponines, stérols, terpènes, triterpènes.

Résumé. — L'ensemble des constituants de *Bupleurum* et de quelques genres affines, signalés dans la littérature, ainsi que les résultats établis par les auteurs, sont réunis dans cette revue. Soixante-dix-neuf constituants intéressant soixante-quatorze taxons (68 *Bupleurum* et 6 espèces rattachées à des genres très proches) sont cités. Une tentative d'interprétation chimiotaxonomique est donnée en conclusion. 170 références.

Abstract. — The constituents of *Bupleurum* and some related genera found in literature are reviewed, including 79 constituents from 74 taxa (68 *Bupleurum* and 6 closely related species). As a conclusion, a tentative chemotaxonomical interpretation is given. 170 references.

Introduction

Le genre *Bupleurum* L. (Umbelliferae, tribu des Ammineae) compte environ 200 espèces réparties dans tout l'hémisphère nord, à l'exception de *B. mundtii* Cham. & Schlechdt. localisé en Afrique du Sud (provinces du Cap, Natal, Transvaal).

Deux sous-genres ont été distingués (Cauwet-Marc, 1976) :

— le sous-genre *Bupleurum* à distribution eurasiatique (auquel il convient d'ajouter l'unique espèce américaine, *B. americanum* Coult. & Rose, localisé en Alaska et dans les Montagnes Rocheuses) ;

— le sous-genre *Tenoria* (Sprengl.) Cauwet qui comprend 32 taxons vivaces et frutescents dont l'aire de répartition se limite au bassin méditerranéen occidental.

Le premier travail de phytochimie ayant pour objet le genre *Bupleurum* L. remonte à 1911 mais la quasi-totalité des recherches effectuées dans ce domaine ne date que des quinze dernières années. On pourra s'étonner qu'un genre considéré comme l'un des plus

* J. Carbonnier, *Laboratoire de Chimie appliquée aux Corps organisés, Muséum national d'Histoire naturelle, 63, rue Buffon, 75005 Paris (France).*
A.-M. Cauwet-Marc : *Laboratoire de Biologie végétale, Centre Universitaire, 66025 Perpignan Cedex (France).*

primitifs des Ombellifères (Cerceau-Larrival, 1962), donc important du point de vue phylétique n'ait pas été étudié plus tôt. Il convient pourtant de remarquer que l'avancement de la connaissance chimique du genre repose sur des motivations fort différentes.

1. Recherche de molécules actives

Les *Bupleurum* entrent dans la composition de nombreuses pharmacopées traditionnelles (Cauwet-Marc & Carbonnier, 1978). En particulier, les racines de *B. falcatum* L. ont été utilisées dans certaines drogues chinoises et il est connu que ces racines contiennent des saponines. Le fait que ce type de glycoside triterpénique présente fréquemment des activités physiologiques a incité plusieurs équipes japonaises à isoler les saikosides de *B. falcatum* L. et à en établir la structure.

2. Recherche de structures nouvelles

Si la première en date remonte à 1913 (isolement du bupleurol par Francesconi & Sernagiotto), il faudra attendre plus d'un demi-siècle pour que le genre *Bupleurum* soit reconsidéré comme une source de produits naturels nouveaux et ceci dans le domaine des acétyléniques et des cyclohexadiènes (Bohlmann & *al.*, 1971, 1975).

3. Chimiotaxonomie

Très peu de travaux strictement taxonomiques ont intéressé le genre *Bupleurum* L., puisque seulement trois équipes (Plouvier, 1967 ; Sobolovskaya & *al.*, 1967 ; Crowden & *al.*, 1969) ont effectué des recherches à cette fin ; ce sont, en effet, les seules à avoir accordé quelque importance à l'absence des constituants recherchés.

Afin de faire le point des connaissances phytochimiques actuelles concernant ce genre, nous avons réuni, d'une part l'ensemble des données bibliographiques auxquelles nous avons pu avoir accès et, d'autre part, les données expérimentales établies au cours d'une étude de biosystématique consacrée par l'un d'entre nous au genre *Bupleurum* L. et à quelques genres affines (*Heteromorpha*, *Hermas*, *Nirarathamnus* et *Rhyticarpus*). Seules ont été retenues les références mentionnant des produits dont les structures sont parfaitement établies [1], ce qui nous a amenés à rejeter certaines allusions concernant la présence d'alcaloïdes dans le genre.

A cette exception près, la plupart des grands groupes chimiques actuellement connus chez les Angiospermes sont représentés. Ils sont abordés dans l'ordre de leurs affinités

1. Des produits non déterminés et pour lesquels on ne connaît que l'appartenance à la série sont cités dans : Sobolovskaya & Minaeva, 1961 ; Gladkikh & *al.*, 1965 ; Sobolovskaya & *al.*, 1967 ; Trochenko & Limasova, 1967 ; Minaeva & *al.*, 1965 et 1968 ; Gorovoy & Ulanova, 1968 ; Valkonskaya, 1968 ; Florja, 1969 ; Crowden & *al.*, 1969 ; Minaeva & Valkonskaya, 1970 ; Florja & Kuznetsova, 1970 ; Bohlmann, 1971 ; Bandyukova, 1972 ; Cauwet-Marc, 1976 ; Kisselieva & Minaeva, 1976.

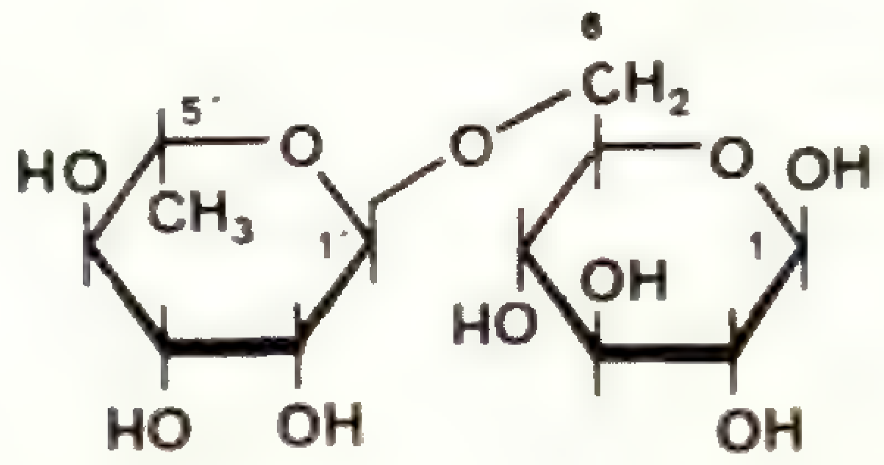
chimiques, selon le plan suivant : Sucres et itols, Alcools et cétones, Acides éthyléniques, Polyines, Cyclohexadiènes, Monoterpènes, Triterpènes, Stérols, Acides cinnamiques et dérivés, Coumarines, Lignanes, Flavonoïdes.

La distribution de chaque composé est donnée sous forme de catalogue alphabétique placé à la fin du texte et un récapitulatif de la composition de chaque espèce a été ajouté.

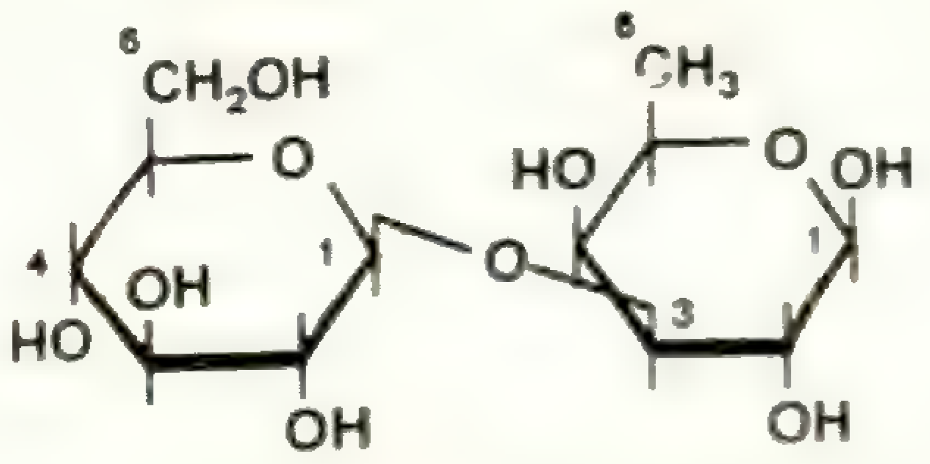
I. Sucres et Itols

Deux hexoses [le glucose (*1*) et le rhamnose (*2*)] et un diholoside [le saccharose (*3*) ont été isolés à l'état libre du genre *Bupleurum* L. (*cf.* tabl. I). Deux autres holosides : le rutinose et le β-D-glucopyranosyl-(1 → 3) β-D-fucopyranoside sont présents sous forme d'hétérosides. Le premier est lié à divers flavonols et se rencontre dans toutes les espèces, le second constitue la partie osidique de la plupart des saikosaponines de la racine de *B. falcatum* L. Toutefois, un triholoside, l'α-L-rhamnopyranosyl-(1 → 4) β-D-glucopyranosyl-(6 → 1) β-D-glucopyranoside, est lui aussi engagé dans des glycosides triterpéniques : les saikosaponines c et f. L'enchaînement de ce sucre sur l'aglycone présente une particularité puisque c'est la molécule centrale du glucose qui comporte en 1 la liaison osidique avec l'aglycone.

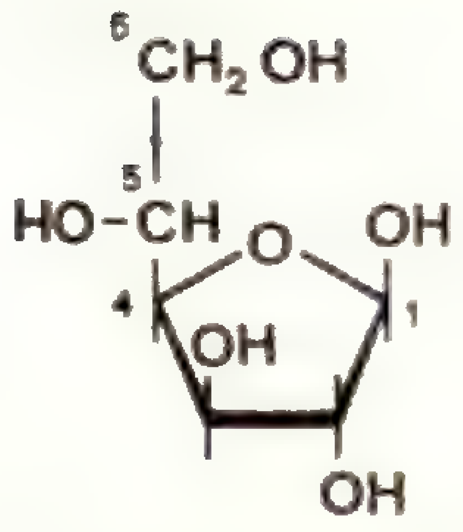
Le glucose est parfois aussi engagé avec des aglycones flavonoïdiques [isoquercitrine (*77*)] ou stérolique [glucoside de l'α-spinastérol (*61*)] ; mais alors qu'il s'agit de β-D- glucofuranose dans l'isoquercitrine, c'est le β-D-glucopyranose qui est lié au stérol.



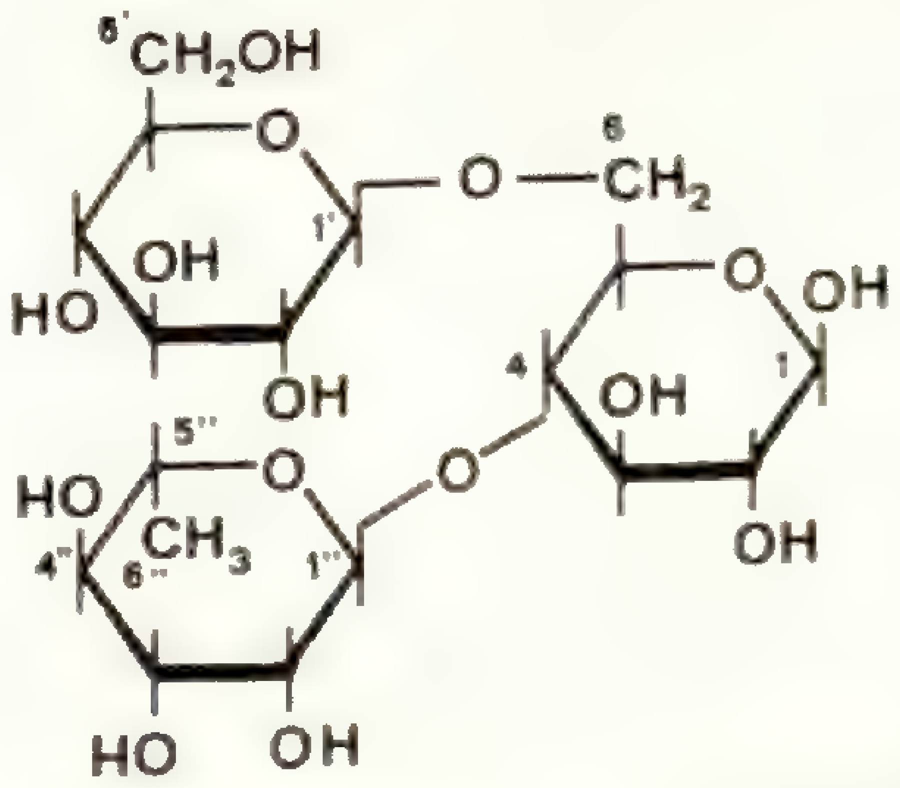
Rutinose



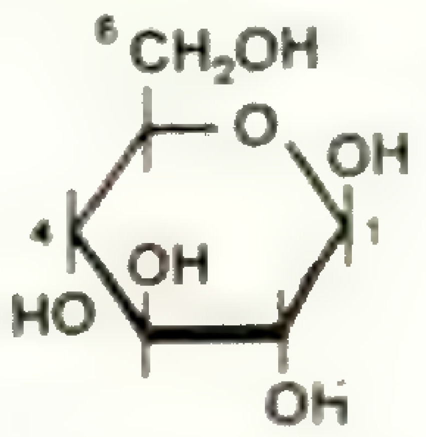
β-D-Glucopyranoside (1 → 3) β-D-glucopyranoside



β-D-Glucofuranose



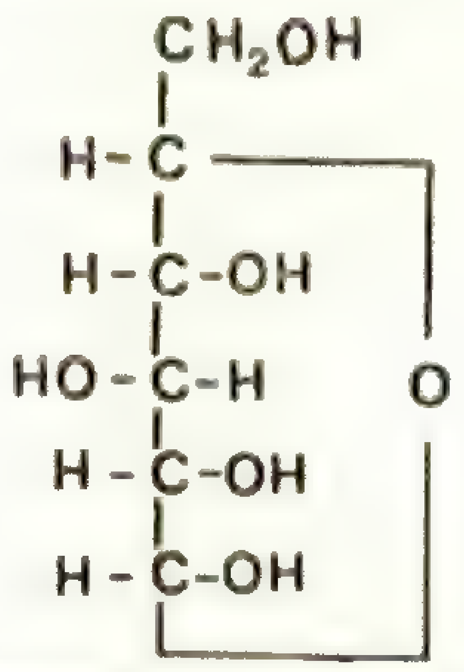
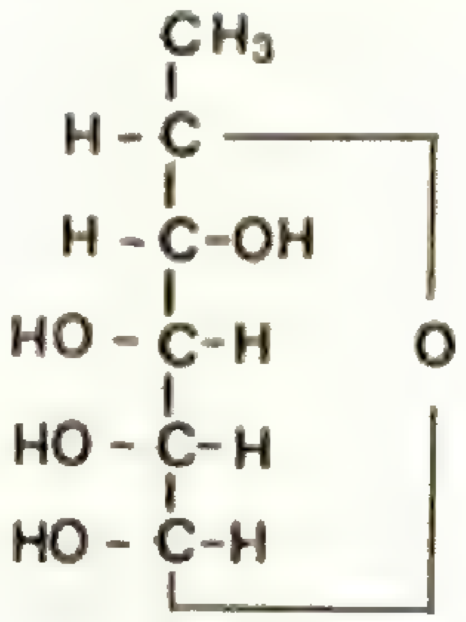
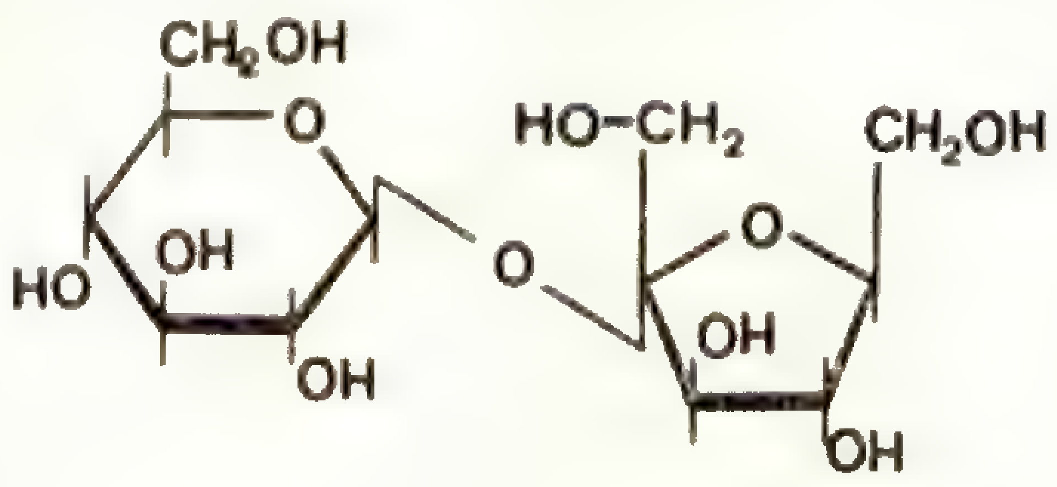
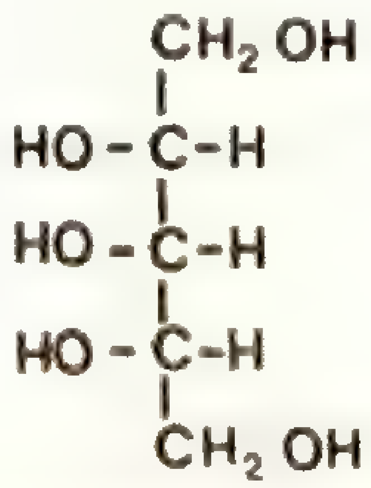
α-L-Rhamnopyranosyl (1 → 4) β-D-Glucopyranosyl-(6 → 1) β-D-Glucopyranoside



β-D-Glucopyranose

Dans tous les cas décrits de glycosides de *Bupleurum* la liaison avec l'aglycone s'effectue sur l'hydroxyle porté par le carbone 1 du sucre.

Tableau I. — Sucres libres et itols signalés chez *Bupleurum*.

PRODUITS	FORMULES	HISTORIQUE	Nombre sp.
1 - Glucose		Isolé pour la première fois au XVIIIème siècle par MARGGRAF. Structure et configuration établies par FISCHER (1891). Signalé pour la 1ère fois dans le genre par MINAEVA & VALKONSKAYA (1964) (*B.multinerve*).	1
2 - Rhamnose		Obtenu pour la première fois par hydrolyse d'un glycoside de la quercétine (HLASIWETZ & PFAUNDLER, 1863). Structure établie par FISCHER & TAFEL (1888). Isolé,à l'état libre,du genre pour la 1ère fois par MINAEVA & VALKONSKAYA (1964) (*B.multinerve*).	1
3 - Saccharose		MARGGRAF isole en 1747 le saccharose de la betterave. Structure établie par AVERY & al. (1927). Isolé du genre pour la 1ère fois par TOMINATSU (1969) (*B.longiradiatum*).	1
4 - Ribitol		Isolé pour la 1ère fois d'*Adonis vernalis* L. par MERCK (1893) sous le nom d'adonit. WESSELY & VANG (1939) l'isolent pour la 1ère fois du genre (*B.falcatum*).	4

Un seul itol est signalé dans le genre : le ribitol (*4*) ou adonitol. Il est à noter que ce dérivé en C_5 remplace chez *Bupleurum* L. le mannitol, hexidol trouvé habituellement chez les Ombellifères (Hegnauer, 1971 ; Plouvier, 1978).

II. Alcools et Cétones

Deux dérivés rattachés à ces séries ont été isolés de *Bupleurum* : l'hexacosanol (*5*) et la nonacosanone-10 (*6*) (*cf.* tabl. II).

Ces deux constituants sont des dérivés aliphatiques à longue chaîne ; leur distribution dans le genre apparaît actuellement assez restreinte. Jusqu'à ces dernières années, la nonacosanone-10 avait une répartition limitée aux Gymnospermes et aux Préphanérogames ce qui lui conférait un rôle d'indicateur d'archaïsme ; il semble que cette interprétation doive être très nuancée, ce dérivé étant de plus en plus fréquemment signalé chez les Ombellifères (*cf.* Carbonnier & *al.*, 1978).

III. Acides éthyléniques

Trois acides éthyléniques ont été isolés d'une seule espèce de *Bupleurum* (*B. falcatum* L.) par Kurono & Sakaï (1953). Il s'agit de l'acide linoléique (*7*), largement répandu dans le règne végétal, et de deux isomères géométriques en C_{18} : l'acide pétrosélinidique (isomère *trans*) (*8*) et l'acide pétrosélinique (isomère *cis*) (*9*) (*cf.* tabl. III).

Ces deux derniers dérivés, assez largement distribués chez les Ombellifères, apparaissent comme directement liés à cette famille dans laquelle ils sont signalés dans plusieurs genres (*Phellopterus*, *Pleurospermum*, *Heracleum*, *Angelica*...). L'étude de leur distribution ne semble pas achevée et, en particulier, leur recherche dans d'autres espèces de *Bupleurum* n'a pas été effectuée, ce qui n'autorise actuellement aucune conclusion valable au niveau générique.

IV. Acétyléniques

Sur les quatre-vingts polyines rencontrés chez les Ombellifères, treize en C_{15}, C_{16} ou C_{17} ont été signalés chez *Bupleurum* (*cf.* tabl. IV). Cependant leur distribution dans ce genre est encore assez mal connue puisque six espèces seulement ont été examinées de ce point de vue (Bohlmann & *al.*, 1961, 1971, 1975).

Au vu de ces résultats, il semble que la série ait une importance taxonomique non négligeable, puisque les polyines en C_{16} sont présents dans les espèces méditerranéennes alors que celles-ci sont dépourvues des dérivés en C_{15} et C_{17}, qui n'ont été rencontrés jusqu'ici que chez des espèces d'origine asiatique.

V. Cyclohexadiènes

Bien que la série soit représentée çà et là chez quelques genres d'Ombellifères sa prospection est encore insuffisante pour permettre son utilisation dans une étude chimiotaxonomique.

TABLEAU II. — Alcools et cétones signalés chez *Bupleurum*.

PRODUITS	FORMULES	HISTORIQUE	Nombre sp.
5 - Hexacosanol-1	$CH_3-(CH_2)_{24}-CH_2OH$	Isolé pour la première fois de la feuille d'épinard par COLLISON & SMEDLEY-Mac LEAN (1931). Signalé pour la 1ère fois dans le genre par TROSCHENKO & LIMASOVA (1967) (*B.aureum* et *B.multinerve*).	2
6 - Nonacosanone-10	$CH_3-(CH_2)_8-CO-(CH_2)_{18}-CH_3$	Isolée pour la première fois des fruits de *Ginko biloba* L. sous le nom de ginnone par KAWAMURA (1928). En 1932, PIPER & al. effectuent la synthèse de la nonacosanone-10, puis FURUKAWA (1932) identifie la ginnone à la nonacosanone-10. Elle est isolée du genre pour la 1ère fois par TROSCHENKO & LIMASOVA (1967) (*B.aureum* et *B.multinerve*).	3

TABLEAU III. — Acides éthyléniques signalés chez *Bupleurum*.

PRODUITS	FORMULES	HISTORIQUE	Nombre sp
7 - Acide linoléique	$CH_3-(CH_2)_4-CH=CH$ $\vert$ CH_2 $\vert$ $HOOC-(CH_2)_7-CH=CH$	Isolé pour la première fois en 1844 par SACC de l'huile de lin. Structure établie par GOLDSOBEL (1910) et configuration par SMITH & WEST (1927). Signalé pour la 1ère fois dans le genre par KURONO & SAKAI (1953) (*B.falcatum*).	1
8 - Acide pétrosélinidique	$CH_3-(CH_2)_{10}-CH$ $\Vert$ $HC-(CH_2)_4-COOH$	Isolé pour la première fois d'*Anthriscus silvestris* L. par TAKEDA & al. (1953). Isolé pour la 1ère fois du genre chez *B.falcatum* par KURONO & SAKAI (1953).	1
9 - Acide pétrosélinique	$CH_3-(CH_2)_{10}-CH$ $\Vert$ $HOOC-(CH_2)_4-CH$	Isolé pour la première fois à partir du persil par VONGERICHTEN & KÖLHER (1909) Configuration et synthèse effectuées par LUMB & SMITH (1952). Premier isolement dans le genre : KURONO & SAKAI (1953) de *B.falcatum*.	1

Tableau IV. — Polyines signalés chez *Bupleurum*.

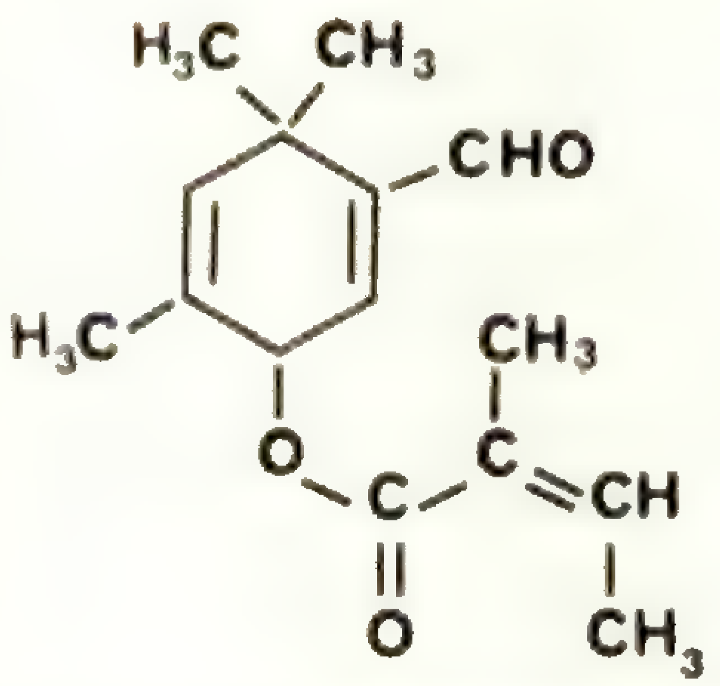
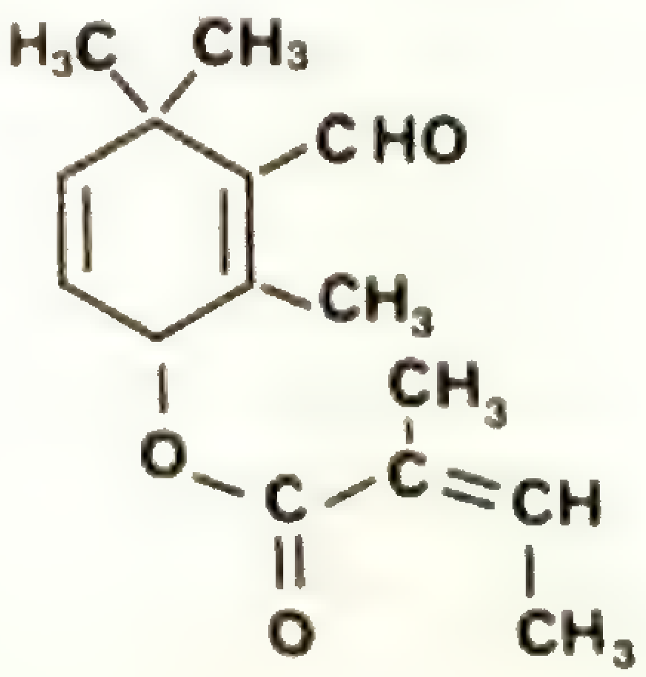
PRODUITS	*FORMULES*	*HISTORIQUE*	*Nombre sp.*
		DERIVES EN C_{15}	
		$R-CH=CH-(C \equiv C)_2-CH_2-CH=CH-(CH_2)_4-CH_3$	
10 - Pentadécadiène-2c, 9c diyne-4,6 al-1	$R = CHO$	Isolé pour la première fois de *Bupleurum ranunculoides* L. par BOHLMANN & al. (1971).	4
11 - Pentadécadiène-2c, 9c diyne-4,6 ol-1	$R = CH_2OH$	Isolé pour la première fois de *Bupleurum ranunculoides* L. par BOHLMANN & al. (1971).	3
12 - Acétate de pentadécadiène-2c,9c diyne-4,6 yl-1	$R = CH_2-COOCH_3$	Isolé pour la première fois des feuilles de *Bupleurum falcatum* L. par CHOI BYUNGKI (1975).	1
		$R-CH=CH-(C \equiv C)_2-(CH=CH)_2-(CH_2)_3-CH_3$	
13 - Pentadécatriène-2t,8t,10t diyne-4,6 al-1	$R = CHO$	Isolé pour la première fois de *Bupleurum ranunculoides* L. par BOHLMANN & al. (1971).	2
14 - Pentadécatriène-2t,8t,10t diyne-4,6 ol-1	$R = CH_2OH$	Isolé pour la première fois de *Bupleurum ranunculoides* L. par BOHLMANN & al. (1971).	3
15 - Acétate de pentadécatriène-2t,8t,10t diyne-4,6 yl-1	$R = CH_2-COOCH_3$	Isolé pour la première fois de *Bupleurum ranunculoides* L. par BOHLMANN & al. (1971).	3

Tableau IV (*suite*).

		DERIVES EN C_{16} $R-(CH_2)_4-(CH{=}CH)_2-C{\equiv}C-(CH{=}CH)_2-CH_3$	
16 - Hexadécatétraène-6t, 8t,12t,14t yne-10 al-1	$R = CHO$	Isolé pour la première fois par BOHLMANN & ZDERO (1971) de *Zoegea baldshuanica* C.Winkl. Ce dérivé est courant chez les Composées, mais n'a été signalé dans les Ombellifères que chez *Bupleurum*. 1er isolement dans le genre : BOHLMANN & al. (1975) (*B.gibraltaricum*).	1
17 - Hexadécatétraène-6t, 8t,12t,14t yne-10 ol-1	$R = CH_2OH$	Isolé pour la première fois par BOHLMANN & ZDERO (1971) de *Zoegea baldshuanica* C.Winkl. Ce dérivé courant chez les Composées, n'est signalé chez les Ombellifères que chez *Bupleurum* 1er isolement du genre : BOHLMANN & al. (1975) (*B.gibraltaricum*).	1
		$R-(CH_2)_6-CH{=}CH-(C{\equiv}C)_2-CO-CH{=}CH_2$	
18 - Falcarinone	$R = CH_3$	Ce produit, fréquemment rencontré chez les Ombellifères, a été isolé pour la première fois du genre *Bupleurum* par BOHLMANN & al. (1961) (*B.rotundifolium*).	2
		DERIVES EN C_{17} $R-CH{=}CH-(C{\equiv}C)_2-CH_2-CH{=}CH-(CH_2)_6-CH_3$	
19 - Heptadécadiène-2c, 9c diyne-4,6 ol-1	$R = CH_2OH$	Isolé pour la première fois par BOHLMANN & RODE (1968) d'*Oenanthe crocata* L. Signalé pour la 1ère fois dans le genre *Bupleurum* par BOHLMANN & al. (1971) (*B.ranunculoides*).	3
		$R-(CH_2)_2-(C{\equiv}C)_2-(CH{=}CH)_2-(CH_2)_5-CH_3$	
20 - Heptadécadiène-8t, 10t diyne-4,6 ol-1	$R = CH_2OH$	Isolé pour la première fois d'*Oenanthe crocata* L. par BOHLMANN & RODE (1968). Trouvé chez *Bupleurum* pour la 1ère fois par BOHLMANN (1971) (*B.rotundifolium*).	2

		$R-CH=CH-(C\equiv C)_2-(CH=CH)_2-(CH_2)_5-CH_3$	
21 - Heptadécatriène-2t,8t,10t diyne-4,6 ol-1	R = CH_2OH	Isolé pour la première fois de *B.ranunculoides* L. par BOHLMANN & al. (1971).	5
22 - Acétate d'hepta-décatriène-2t,8t,10t diyne-4,6 yl-1	R = CH_2COOCH_3	La structure de ce produit a été établie par BOHLMANN & al. en 1971 à partir d'un extrait de *B. ranunculoides* L. Toutefois, d'après les constantes physiques établies par BOHLMANN (1971), cette substance correspondrait à l'oenanthetol, isolé par ANET & al. dès 1953.	3

TABLEAU V. — Cyclohexadiènes signalés chez *Bupleurum*.

PRODUITS	*FORMULES*	*HISTORIQUE*	*Nombre sp.*
23 - Angélate de formyl-3 triméthyl-4,4,6 cyclohexadiène-2,5 yl-1		Isolé pour la première fois de *Bupleurum gibraltaricum* Lam. par BOHLMANN & al.(1975).	1
24 - Angélate de formyl-3 triméthyl-2,4,4 cyclohexadiène-2,5 yl-1		Isolé pour la première fois de *Bupleurum gibraltaricum* Lam. par BOHLMANN & al. (1975).	1

Les deux cyclohexadiènes (*cf.* tabl. V) trouvés chez *Bupleurum gibraltaricum* Lam. ne sont pas caractéristiques du genre. En effet, l'angélate de formyl-3 triméthyl-4, 4, 6 cyclohexadiène-2, 5 yl-1 (*23*) est aussi signalé chez *Ferula* et *Peucedanum*, alors que l'angélate de formyl-3 triméthyl-2, 4, 4 cyclohexadiène-2, 5 yl-1 (*24*) a été isolé de *Peucedanum luxurians* Tamamsch. (*cf.* Carbonnier & *al.*, 1978).

VI. Monoterpènes

Treize monoterpènes sont signalés chez *Bupleurum* (*cf.* tabl. VI). Seul le bupleurol (*25*) est caractéristique du genre. Les autres dérivés se rencontrent dans plusieurs Ombellifères : *Carum*, *Cuminum*, *Pimpinella*, *Ferula*, *Pastinaca*, *Heracleum*, *Archangelica*...

Si l'on excepte les premiers travaux de Francesconi & Sernagiotto (1913) les résultats relatifs à ces composés ne reposent que sur deux publications : l'une de Peyron & Roubeaud (1970) sur *B. fruticosum* L. et l'autre de Bohlmann & *al.* (1975) sur *B. gibralticum* Lam.

Les résultats dont on dispose actuellement sont donc beaucoup trop fragmentaires pour qu'ils puissent servir de support à une quelconque interprétation.

VII. Triterpènes

Les triterpènes sont représentés chez *Bupleurum* L. par des saponines nommées saikosaponines (de « saiko », nom trivial japonais désignant la racine d'une Ombellifère de Mandchourie). Tous les dérivés de cette série, signalés chez *Bupleurum*, ont été isolés de la racine de *B. falcatum* L. [1].

Ces constituants furent tout d'abord désignés par des chiffres romains (saikoside I, saikoside II...), puis la purification de ces fractions conduisit les auteurs à distinguer des saikosides Ia, Ib... Depuis que la partie sucrée a été identifiée et les positions d'attache reconnues, les glycosides sont nommés saikosaponines suivies d'une lettre minuscule (saikosaponine a, saikosaponine b...).

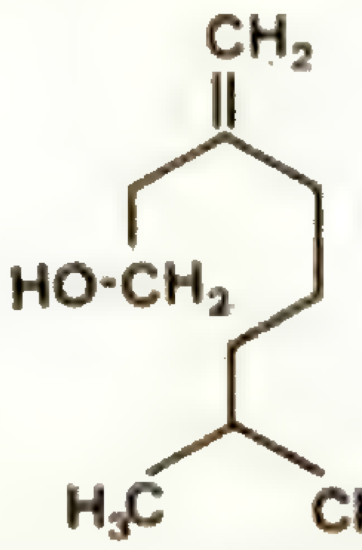
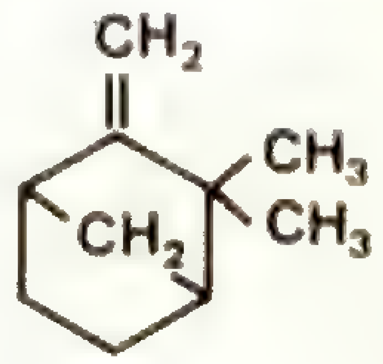
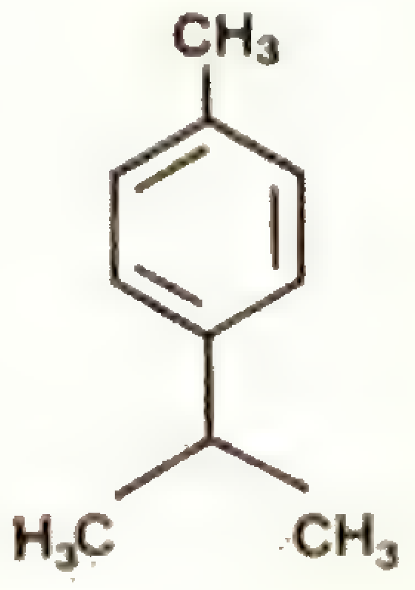
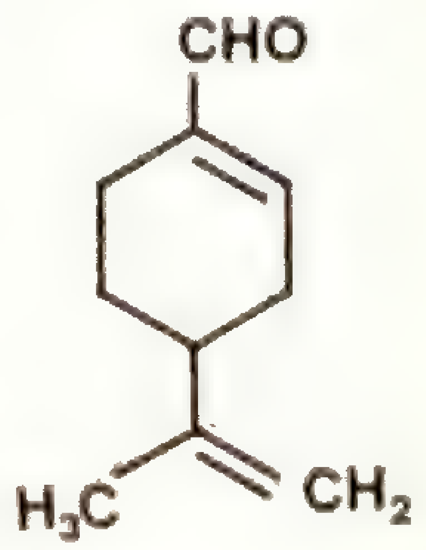
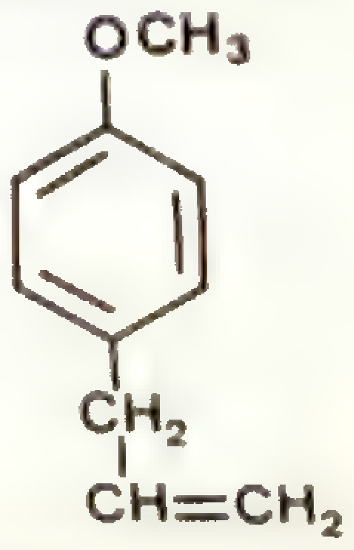
Les saikosaponines sont des glycosides triterpéniques dont la fraction osidique est généralement constituée par un diholoside : le β-D glucopyranosyl-(1 → 3)-β-D fucopyranoside. Cependant les saikosaponines c et f sont des hétérosides d'un triholoside : l'α-L rhamnopyranosyl-(1 →4)-β-D glucopyranosyl-(6 → 1) glucopyranoside.

Les aglycones terpéniques fixées en 1 sur le sucre sont nommés saikogénines ; celles-ci sont désignées par une lettre majuscule (saikogénine A, saikogénine B...).

C'est entre 1965 et 1968 que deux équipes japonaises (Shibata & *al.* ; Kubota & *al.*) isolèrent, par hydrolyse, les premières saikogénines, soit à partir d'extraits bruts de racine (essentiellement [1] racines de *B. falcatum* L.), soit à partir de fractions purifiées (saikoside I, saikoside II), soit à partir de fractions considérées comme des entités chimiques (saikoside Ia et Ib).

1. Outre la racine de *B. falcatum*, les saikosides Ia, Ib et II ont été signalés par Shibata & *al.* (1966) dans les racines de *B. longiradiatum*, *B. nipponicum* et *B. triradiatum*.

TABLEAU VI. — Monoterpènes signalés chez *Bupleurum*.

PRODUITS	FORMULES	HISTORIQUE	Nombre sp.
25 - Bupleurol		Isolé pour la première fois de *Bupleurum fruticosum* par FRANCESCONI & SERNAGIOTTO (1913). Outre cette référence, le produit n'est mentionné que 2 fois dans la littérature : en 1956, BASSIRI signale son odeur de rose et, en 1970, PEYRON & ROUBEAUD le signale à nouveau, en faible quantité, dans la même espèce.	1
26 - Camphène		Obtenu pour la première fois par BERTHELOT (1859) à partir de l'huile de térébenthine. Structure établie par WAGNER & BRYKNER (1900). Signalé pour la 1ère fois dans le genre par PEYRON & ROUBEAUD (1970) (*B. fruticosum*).	1
27 - p-Cymène		Obtenu pour la première fois par synthèse (DUMAS, 1833) sous le nom de camphène. Isolé, en tant que produit naturel, pour la 1ère fois, de *Cuminum cyminum* Wall., par GERHARDT & CAHOURS (1841). Les mêmes auteurs établissent en 1841 l'identité du cymène isolé et du camphène synthétisé par DUMAS. Signalé pour la 1ère fois dans le genre par PEYRON & ROUBEAUD (1970) (*B. fruticosum*).	1
28 - Acide dihydro-cuminique		Il s'agit du premier produit isolé du genre *Bupleurum* , signalé d'abord par FRANCESCONI & SANNA (1911) chez *B. fruticosum* L. , sa présence est confirmée dans cette même espèce par FRANCESCONI & SERNAGIOTTO (1916).	1
29 - Estragol		Isolé pour la première fois de *Persea gratissima* Gaertn (1892), puis de l'estragon par GRIMAUD (1893) sous le nom d'isoanéthol. Signalé pour la 1ère fois dans le genre par PEYRON & ROUBAUD (1970) (*B. fruticosum*).	1

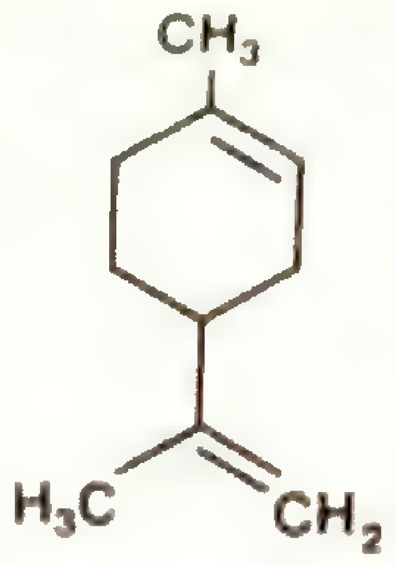
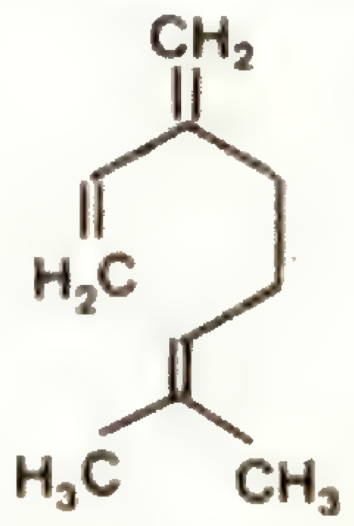
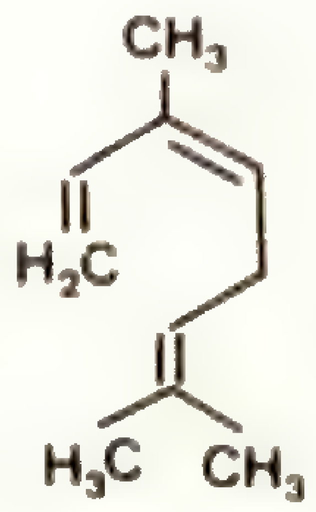
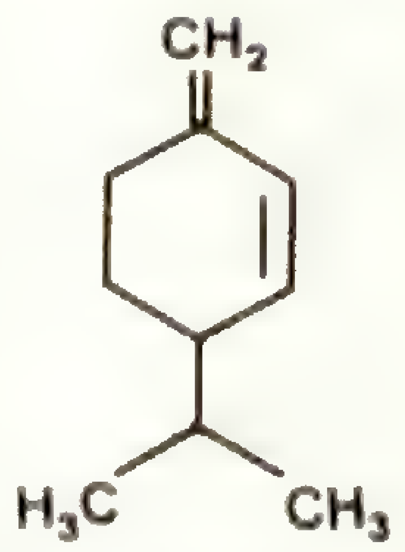
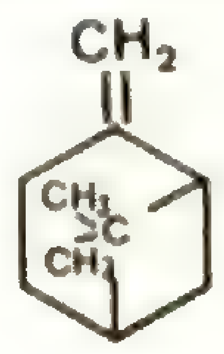
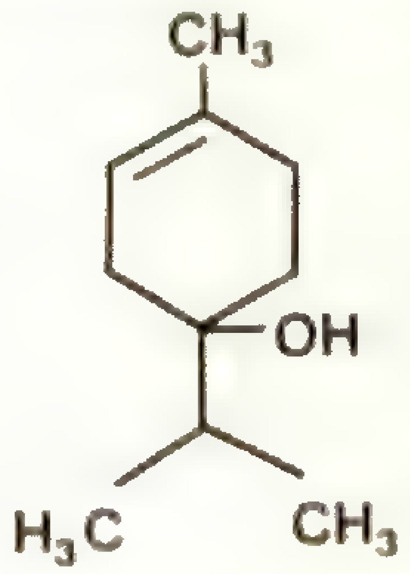
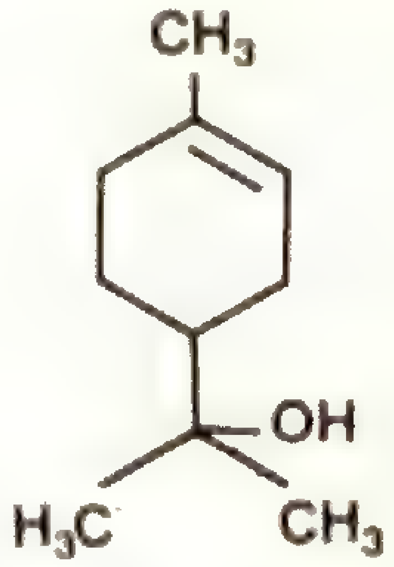
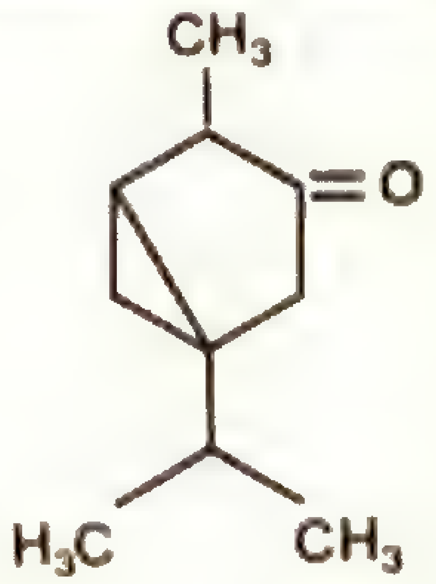
30 - Limonène		Isolé pour la première fois par SCHWEIZER (1841) de *Carum carvi* L. Signalé pour la 1ère fois dans le genre par PEYRON & ROUBEAUD (1970).	1
31 - Myrcène		Isolé pour la première fois de *Pimenta acris* Kostel. par POWER & KLEBER (1895). Signalé pour la 1ère fois dans le genre par PEYROND & ROUBEAUD (1970) (*B.fruticosum*).	1
32 - β-Ocimène		Isolé pour la première fois d'*Ocimum gratissimum* Forsk. par ROBERTS (1921). Cité pour la 1ère fois comme constituant du genre par PEYROND & ROUBEAUD (1970) (*B.fruticosum*). BOHLMANN & al.(1975) signalent chez *B.gibraltaricum* la présence des isomères *cis* et *trans*.	2
33 - β-Phellandrène		Isolé pour la première fois de *Phellandrium aquaticum* par PESCI (1886). KARRER (1958) le signale chez *Bupleurum fruticosum* L. , ce qui est confirmé par PEYRON & ROUBEAUD (1970).	1
34 - β-Pinène		Isolé pour la première fois par SIMONSEN (1924) de *Pinus gerardiana* Wall. Il est signalé pour la 1ère fois dans le genre par PEYRON & ROUBEAUD (1970) (*B.fruticosum*).	1

Tableau VI (*fin*).

35 - 4-Terpinénol		Isolé pour la première fois d'*Elletaria cardamomum* Maton par WALLACH (1906). Il est signalé pour la 1ère fois dans le genre par PEYRON & ROUBEAUD (1970) (*B.fruticosum*).	1
36 - α-Terpinéol		Isolé pour la première fois de l'huile de térébenthine par TILDEN (1878). Structure établie par WAGNER (1894). Signalé pour la 1ère fois dans le genre par PEYRON & ROUBEAUD (1970) (*B.fruticosum*).	1
37 - Thujone (ou Thujol)		Isolé pour la première fois de l'absinthe par LEBLANC (1845). Structure établie par SEMMLER (1900). Signalé pour la 1ère fois dans le genre par PEYRON & ROUBEAUD (1970) (*B.fruticosum*).	1

L'analyse de ces premiers travaux présente quelques difficultés, compte tenu du fait qu'entre 1965 et 1972, les structures publiées étaient incomplètes et étaient suivies de nombreuses notes correctives. Une mise au point concernant cette période a été publiée en 1973 par TAKEDA (12 réf.).

Actuellement l'optimisation des techniques d'extraction (*cf.* AKAHORI & *al.*, 1975), de séparation (OTSUKA & *al.*, 1978) et l'utilisation de la spectrométrie de ^{13}C RMN (*cf.* TORI & *al.*, 1976, 1976*a* ; YAMASAKI & *al.*, 1977) permettent d'aboutir à des déterminations de structures moins discutées et ne nécessitant pas d'hydrolyse préalable (source de formation d'artefacts).

Au total huit saikogénines furent reconnues, dont certaines communes à plusieurs saikosaponines. Étant donné qu'il s'agit de produits d'hydrolyse, on ne peut pas considérer ces dérivés comme des constituants naturels de *Bupleurum* ; toutefois leur isolement conserve une valeur historique :

— La première saikogénine obtenue, saikogénine A (*38*), fut isolée par SHIBATA & *al.* (1965) et KUBOTA & *al.* (1967) à partir d'un mélange de glycosides, puis par SHIBATA & *al.* (1966) par hydrolyse du saikoside Ib. On ne connaît pas encore avec certitude la saikosaponine correspondante mais, selon la stéréochimie du carbone 16, il s'agit de la saikosaponine b_1 ou b_2.

— Les saikogénines B, C et D, identifiées par KUBOTA & *al.* (1967) et KUBOTA & TONAMI (1967), sont maintenant considérées comme des artefacts. En effet, la même équipe a ultérieurement obtenu, par hydrolyse douce à la pyridine, d'autres saikogénines (E, F et G) à partir des mêmes substrats (KUBOTA & HINOH, 1967).

— La saikogénine E (*39*) a tout d'abord été obtenue par NORIO & SHIBATA (1966), puis par KUBOTA & HINOH (1967), enfin par NORIO & *al.* (1968), à partir du saikoside II. ISHII & *al.* (1977) ont établi la stéréochimie de ce composé qui fut alors reconnu comme la génine de la saikosaponine c. C'est aussi l'aglycone de la saikosaponine e, qui diffère de la précédente par la nature du sucre.

— La saikogénine F (*40*) a été isolée par KUBOTA & HINOH en 1966 par hydrolyse du saikoside I. Sa structure a été progressivement établie par ces mêmes auteurs en 1967 et 1968, tandis que SHIBATA & *al.* (1966) l'obtenaient à partir du saikoside Ia. On sait aujourd'hui qu'il s'agit de la génine de la saikosaponine a.

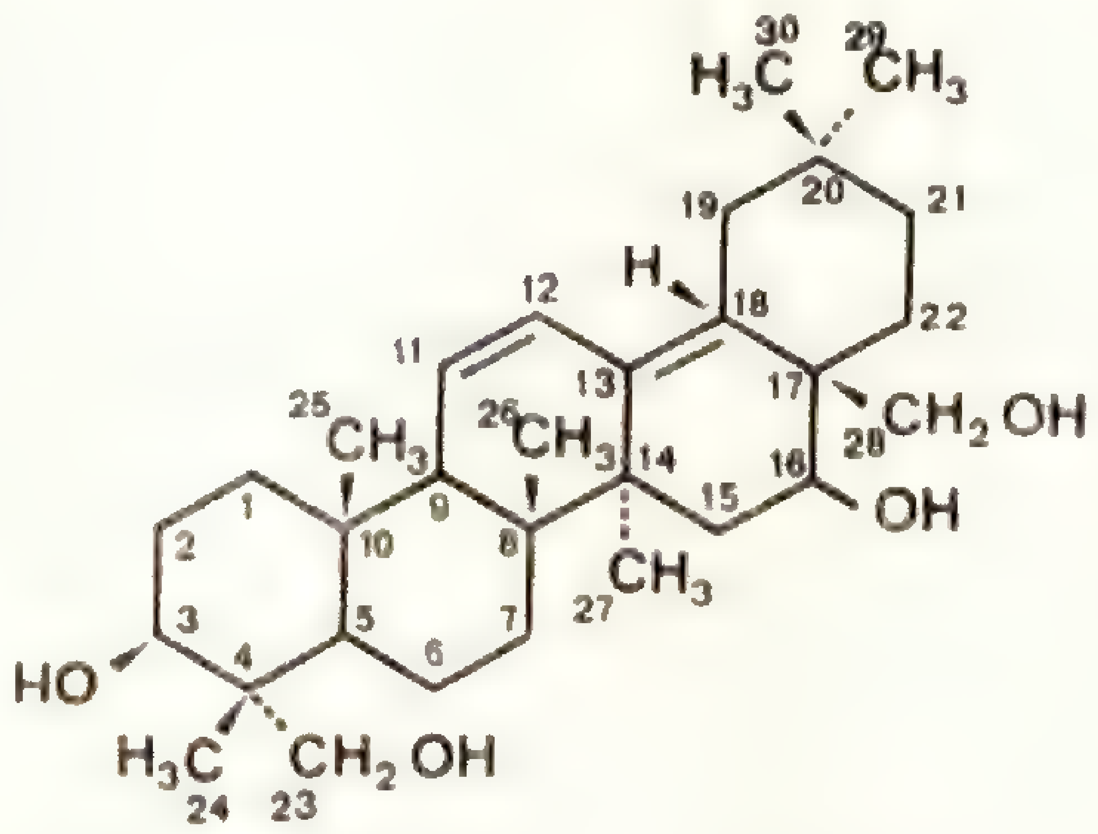
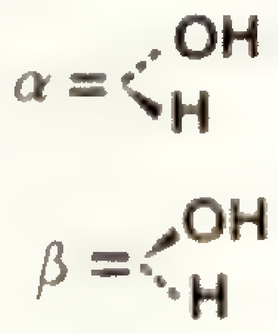
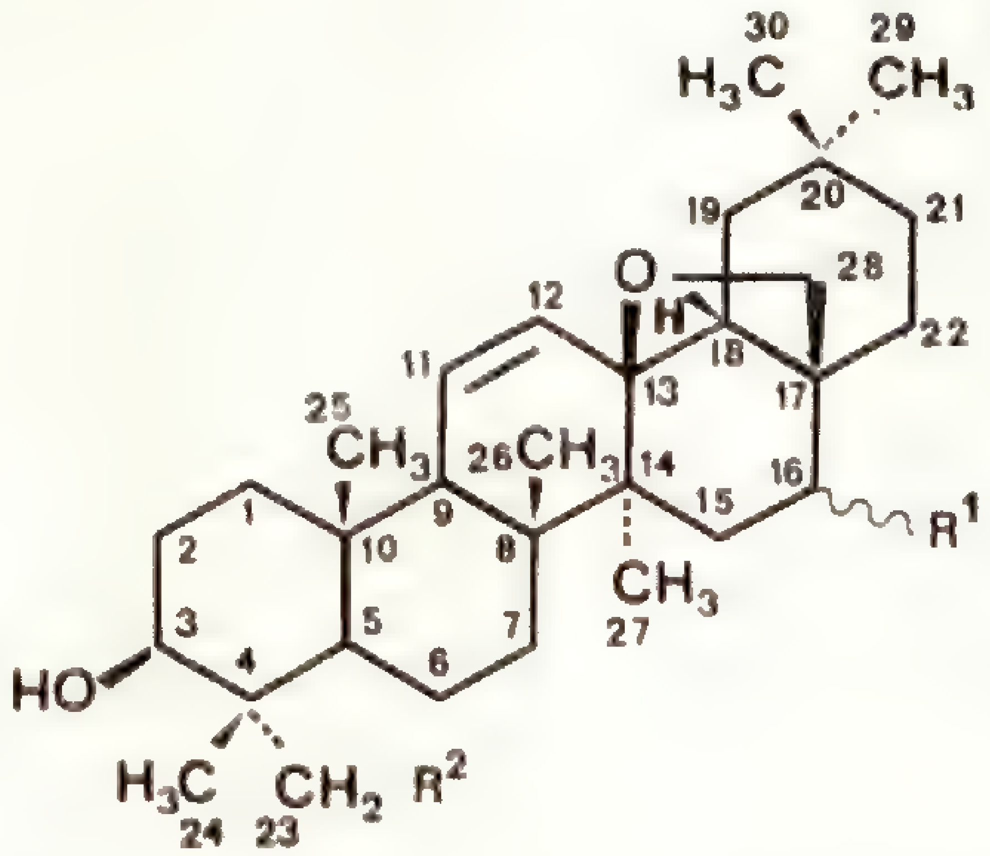
— La saikogénine G (*41*) a été obtenue par KUBOTA & HINOH (1967) et par NORIO & *al.* (1968) ; c'est l'aglycone engagé dans la saikosaponine d.

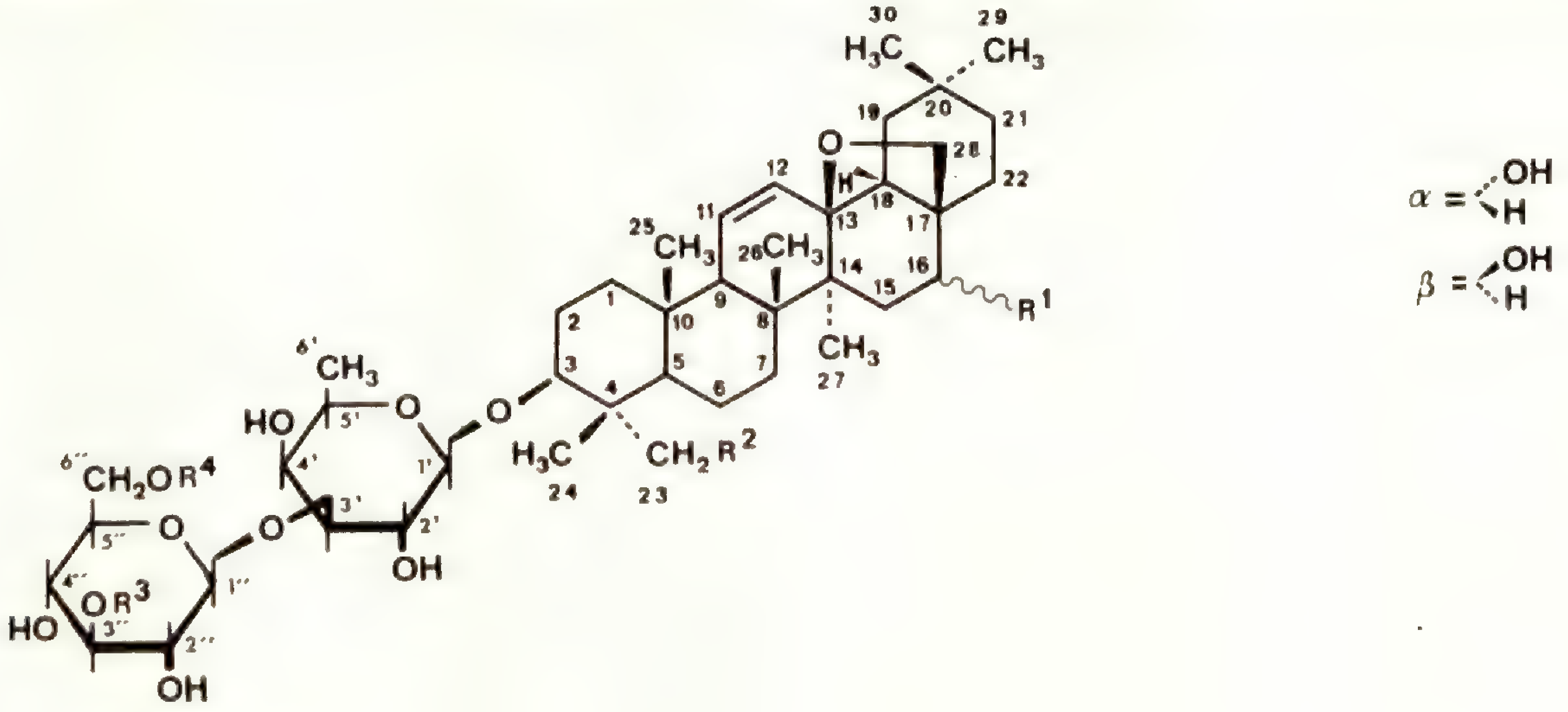
— La longispinogénine (*50*), trouvée par KUBOTA & TONAMI (1967) chez *B. falcatum* L. est la génine de la saikosaponine f.

Outre ces saikogénines obtenues par hydrolyse, treize saikosaponines peuvent être considérées comme les triterpénoïdes naturels extraits de *Bupleurum*. Il s'agit des saikosaponines a (*42*) et b, que SHIMAOKA & *al.* (1975) séparèrent en saikosaponines[1] b_1 (*52*), b_2 (*53*), b_3 (*54*) et b_4 (*55*), saikosaponines c (*49*), d (*46*), e (*45*) et f (*51*). A ceci, il convient d'ajouter, en tant que constituants minoritaires, les dérivés acétylés des :

1. D'après OTSUKA & *al.* (1978), les saikosaponines b_1, b_2, b_3 et b_4 pourraient être des artefacts formés durant l'extraction.

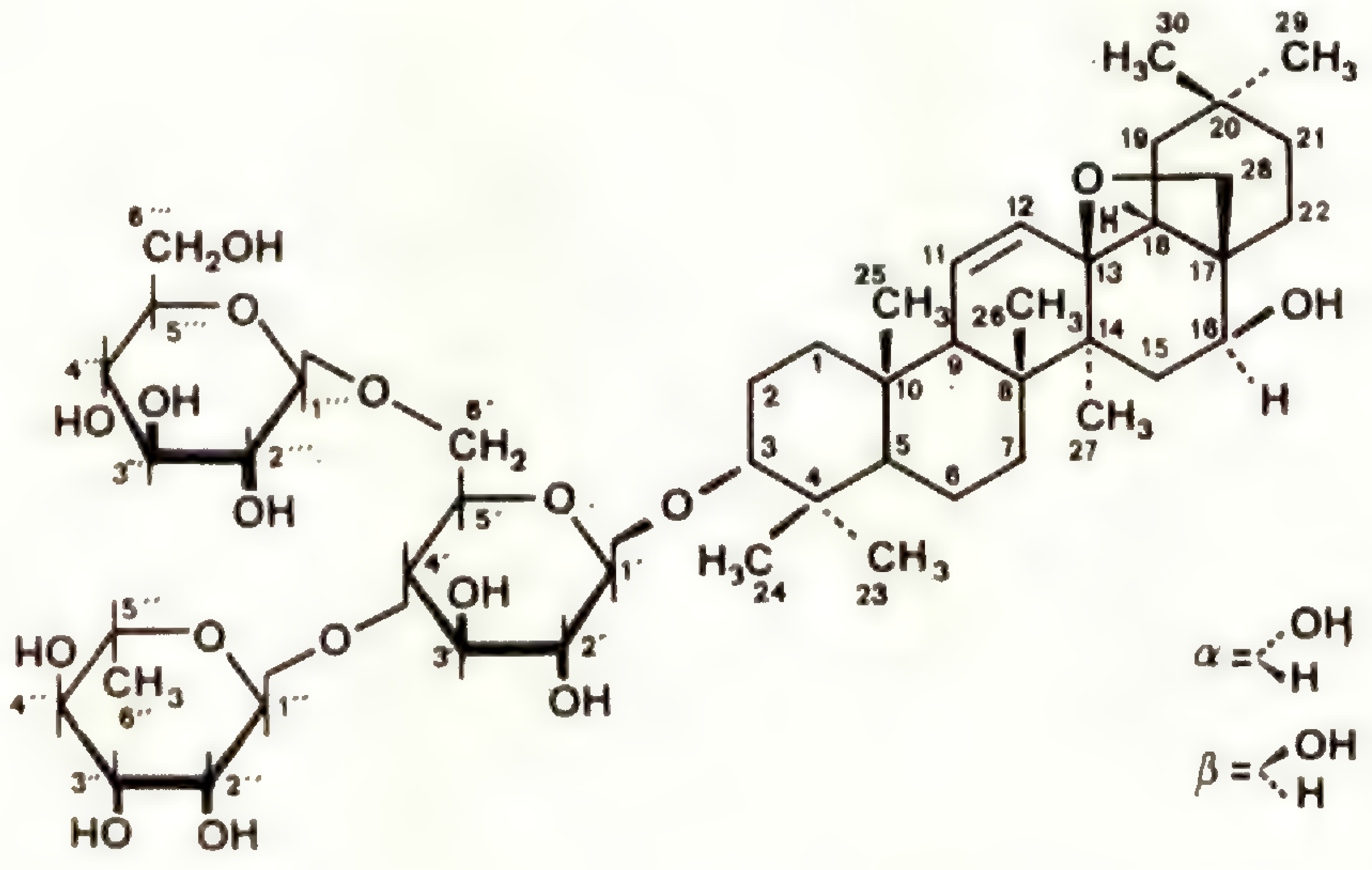
Tableau VII. — Triperpènes signalés chez *Bupleurum*.

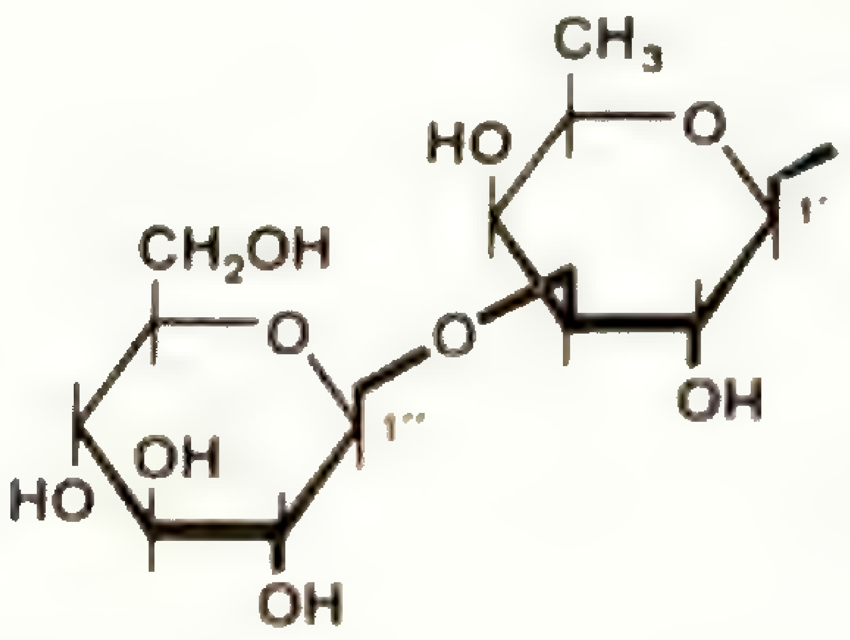
PRODUITS	FORMULES	HISTORIQUE	Nombre sp.
38 - Saïkogénine A *Pourrait être la génine de la Saïko-saponine b_1 (52) ou b_2 (53).*		Isolé pour la 1ère fois de *B. falcatum* L. par SHIBATA & al. (1965). Structure corrigée successivement par SHIBATA & al. (1966 et 1966a) et KUBOTA & al. (1967) Etude des propriétés pharmacologiques par SHIBATA & al. (1973).	4
	 	*NOTE : Les saïkogénines B, C et D étant des artefacts, elles ne figurent pas dans le Tableau, ni dans le Catalogue des substances. (cf. Texte).*	
39 - Saïkogénine E	R_1 = β OH R_2 = H	Isolé pour la première fois de *Bupleurum falcatum* L. par NORIO & SHIBATA (1966) Structure corrigée par KUBOTA & HINOH (1967), NORIO & al. (1968). Stéréochimie établie par TORI & al. (1976a), confirmée par ISHII & al. (1977).	4
40 - Saïkogénine F	R_1 = β OH R_2 = OH	Isolé pour la première fois de *Bupleurum falcatum* L. par KUBOTA & HINOH (1966a). Structure confirmée par KUBOTA & HINOH (1967 et 1968). Stéréochimie établie par TORI & al. (1976a).	4
41 - Saïkogénine G	R_1 = α OH R_2 = OH	Isolé pour la première fois de *Bupleurum falcatum* L. par KUBOTA & HINOH (1967). Structure confirmée par NORIO & al. (1968). Stéréochimie établie par TORI & al. (1976a).	1

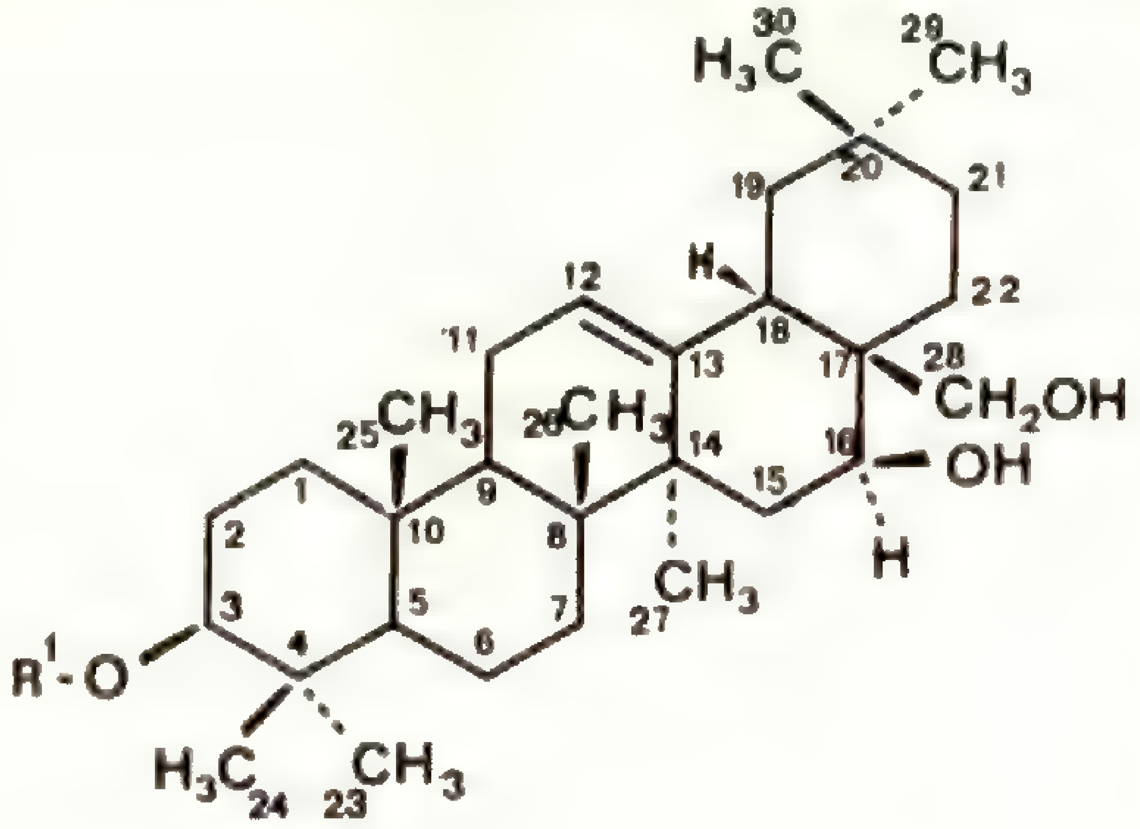


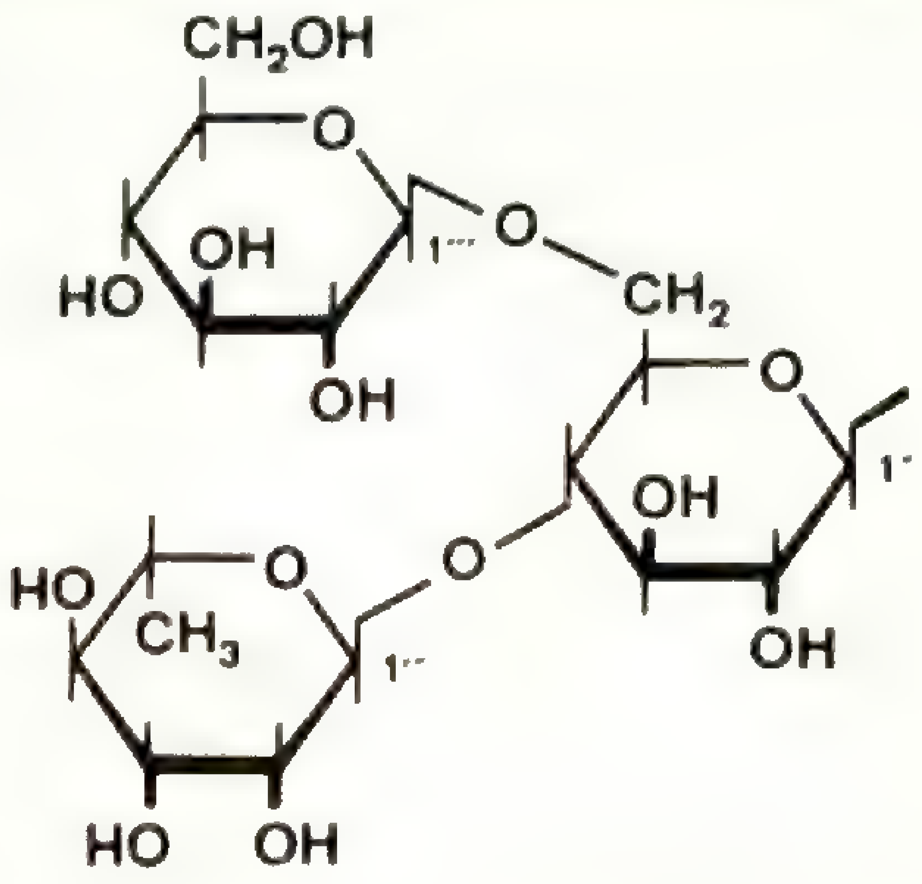
42 - Saïkosaponine a (*génine F*)	R_1 = β OH R_2 = OH R_3 = H R_4 = H	Structure et premier isolement : TORI & al. (1976 et 1976a) à partir de la racine de *Bupleurum falcatum* L.	1
43 - Acétyl-6"-O-saïkosaponine a (*génine F*)	R_1 = β OH R_2 = OH R_3 = H R_4 = Ac	Structure et premier isolement : ISHII & al. (1977) à partir de la racine de *Bupleurum falcatum* L.	1
44 - Acétyl-23-O-saïkosaponine a	R_1 = β OH R_2 = β OAc R_3 = H R_4 = H	Structure et premier isolement : ISHII & al. (1977) à partir de la racine de *Bupleurum falcatum* L.	1
45 - Saïkosaponine e (*génine E*)	R_1 = β OH R_2 = H R_3 = H R_4 = H	Structure et premier isolement : ISHII & al. (1977) à partir de la racine de *Bupleurum falcatum* L. L'hydrolyse conduit à la saïkogénine E (ISHII & al.,1977), déjà obtenue elle-même par hydrolyse du saïkoside II (extrait de la racine de la même plante) simultanément par KUBOTA & HINOH (1966) et NORIO & SHIBATA (1966).	1

Tableau VII (*suite*).

46 - Saïkosaponine d (génine G)	R_1 = α OH R_2 = OH R_3 = H R_4 = H	Structure et premier isolement : TORI & al. (1976 et 1976a) à partir de la racine de *Bupleurum falcatum* L. Stéréochimie confirmée par ISHII & al. (1977).	1
47 - Acétyl-3"-O-saïko-saponine d (génine G)	R_1 = α OH R_2 = OH R_3 = Ac R_4 = H	Structure et premier isolement : ISHII & al. (1977) à partir de la racine de *Bupleurum falcatum* L. Retrouvé dans la même plante par YAMASAKI & al. (1977).	1
48 - Acétyl-6"-O-saïko-saponine d (génine G)	R_1 = α OH R_2 = OH R_3 = H R_4 = Ac	Structure et premier isolement : ISHII & al. (1977) à partir de la racine de *Bupleurum falcatum* L.	1
49 - Saikosaponine c (génine E)		Structure et premier isolement : TORI & al. (1976 et 1976a) à partir de la racine de *Bupleurum falcatum* L.	1



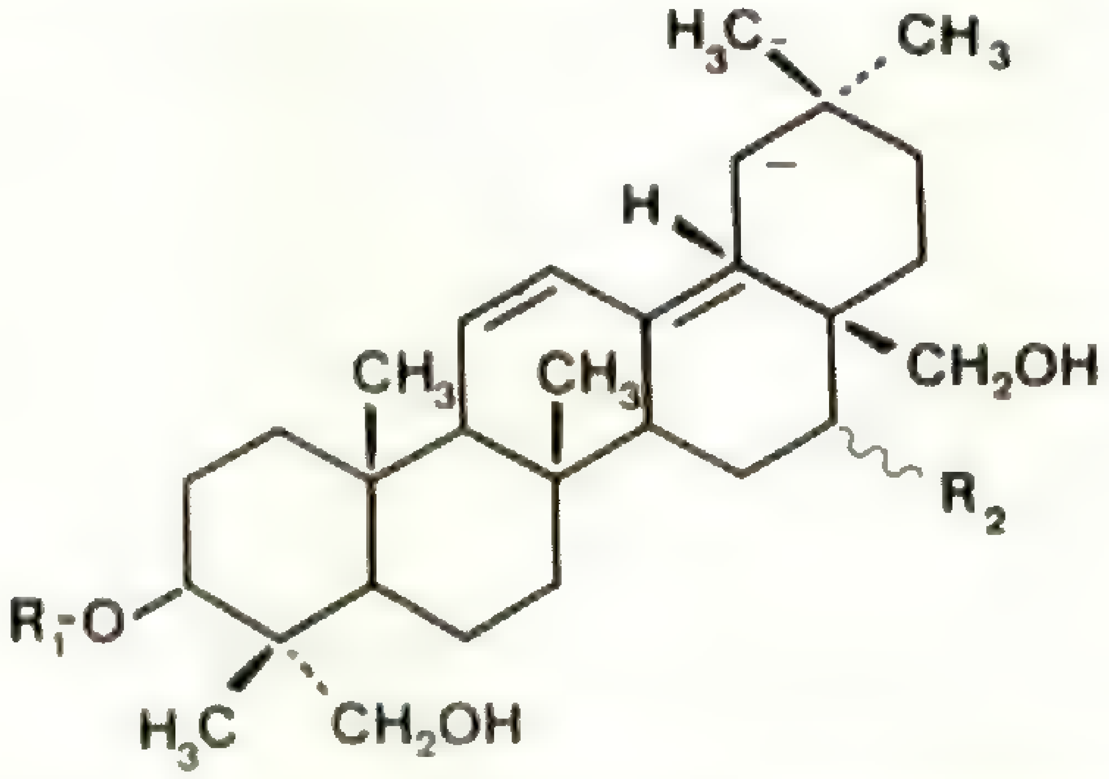


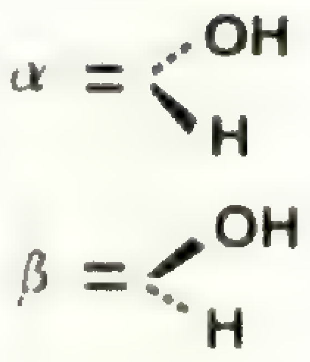


I = β-D *glucopyranosyl*-(1→3)-β-D *fucopyranoside*.

II = α-L *rhamnopyranosyl*-(1→4)-β-D *glucopyranosyl* -(6→1)-β-D *glucopyranoside*.

50 - Longispinogénine	R_1 = H	Isolé pour la première fois d'un cactus (*Lemaireocereus longispinus* Britton & Rose) par DJERASSI & al. (1953). Structure établie par la même équipe (DJERASSI & al., 1954). Il est signalé pour la 1ère fois dans le genre par KUBOTA & TONAMI (1967) (*Bupleurum falcatum*).	1
51 - Saikosaponine f	R_1 = II	Structure et premier isolement : TORI & al. (1976 et 1976a) à partir de la racine de *Buplèurum falcatum* .	1

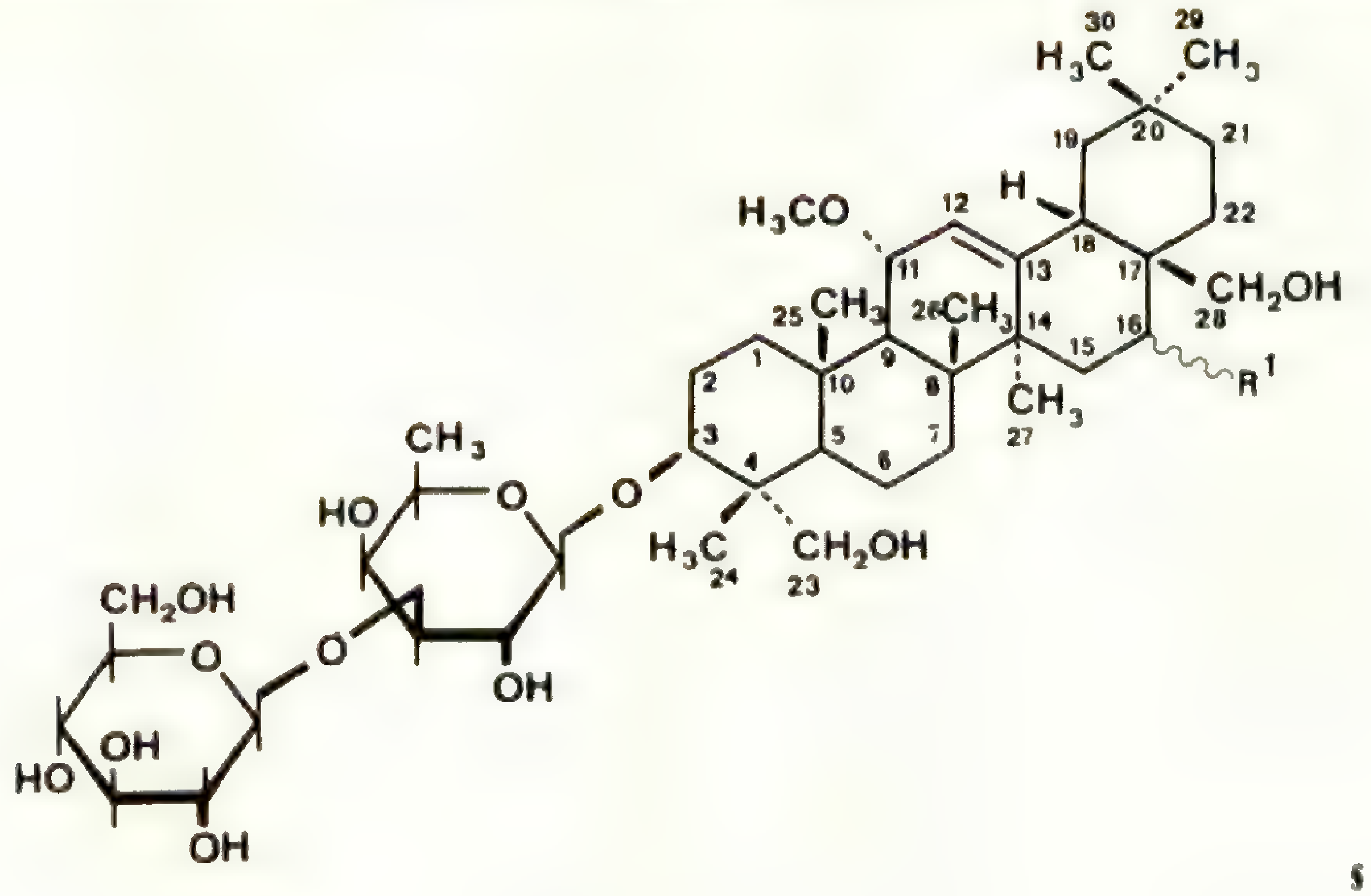


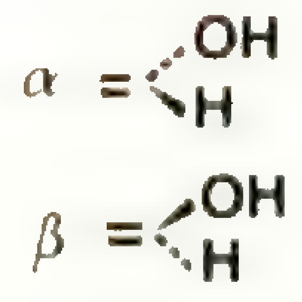


[§] Artefacts selon OTSUKA & al., 1978

52 - Saikosaponine b_1 [§]	R_1 = I R_2 = β OH	Structure et premier isolement : SHIMAOKA & al. (1975) à partir de la racine de *Bupleurum falcatum*.	1
53 - Saikosaponine b_2 [§]	R_1 = I R_2 = α OH	Structure et premier isolement : SHIMAOKA & al. (1975) à partir de la racine de *Bupleurum falcatum*.	1

TABLEAU VII (*fin*).





§ Artefacts selon OTSUKA & al., 1978

54 - Saïkosaponine b_3 §	$R_1 = \beta$ OH	Structure et premier isolement : SHIMAOKA & al. (1975) à partir de la racine de *Bupleurum falcatum* L.	1
55 - Saïkosaponine b_4 §	$R_1 = \alpha$ OH	Structure et premier isolement : SHIMAOKA & al. (1975) à partir de la racine de *Bupleurum falcatum* L.	1

Tableau VIII. — Stérols signalés chez *Bupleurum.*

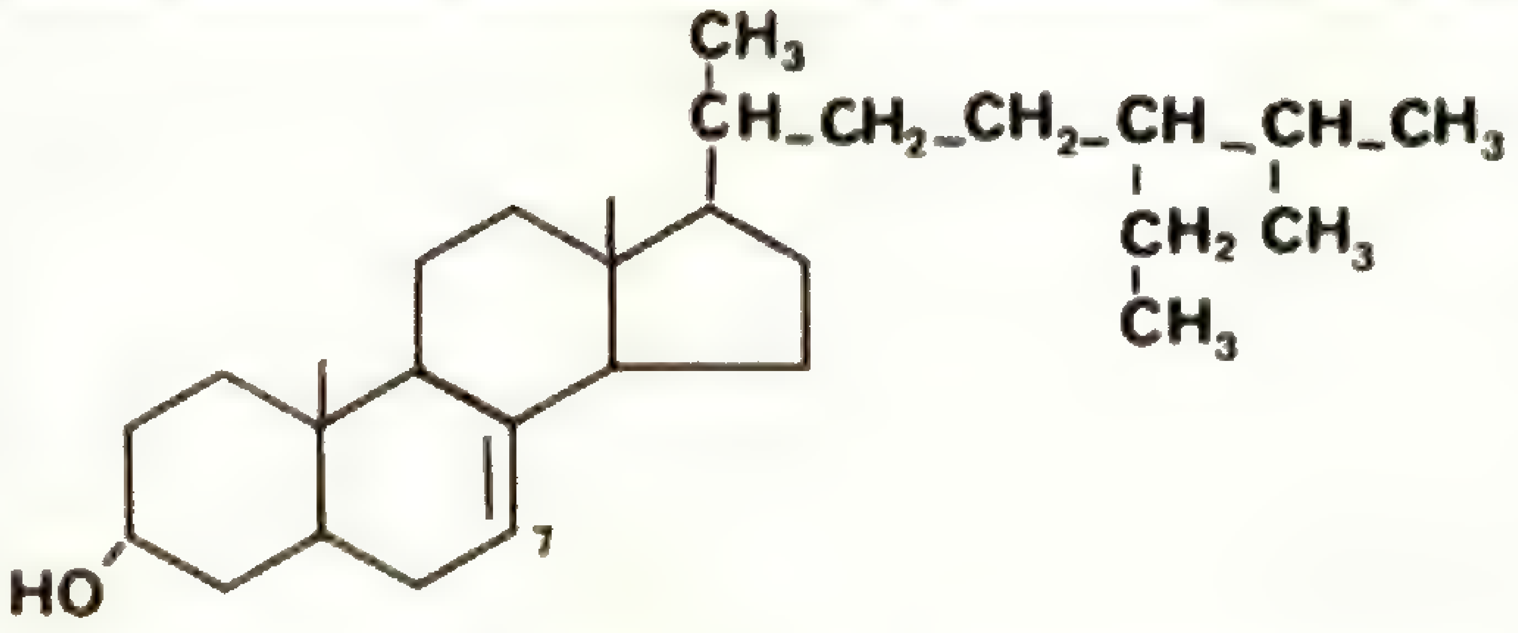
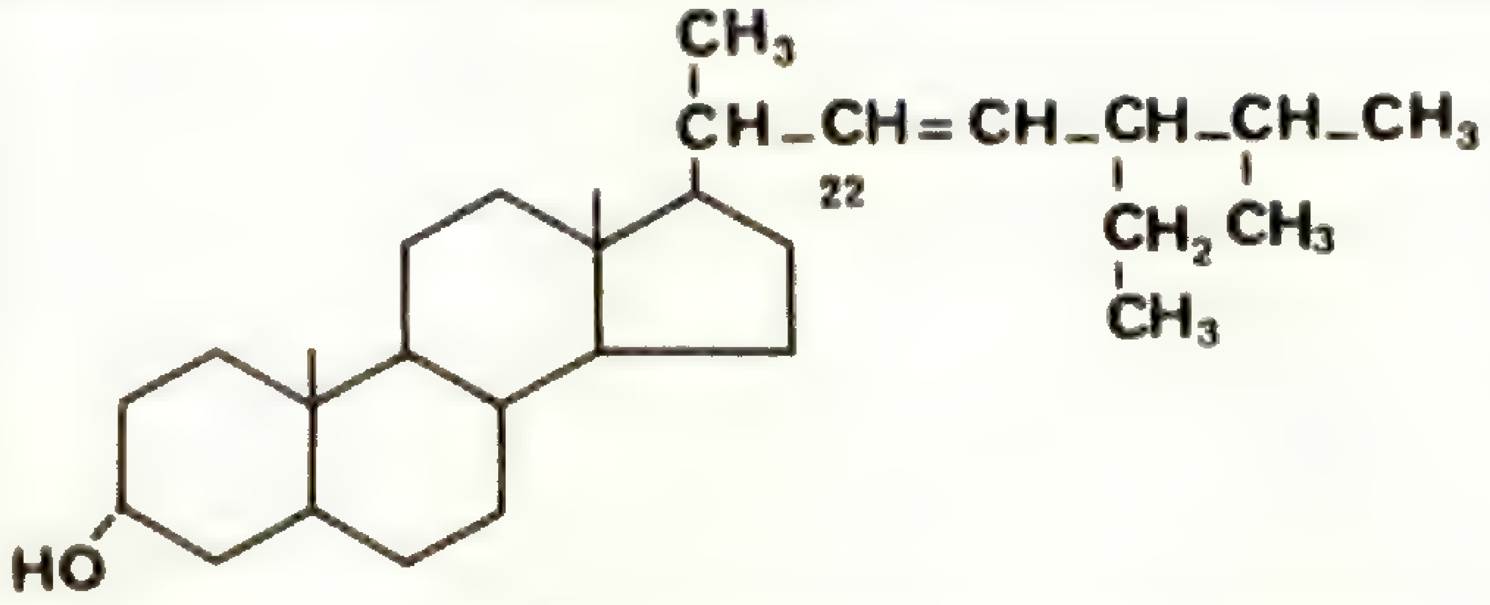
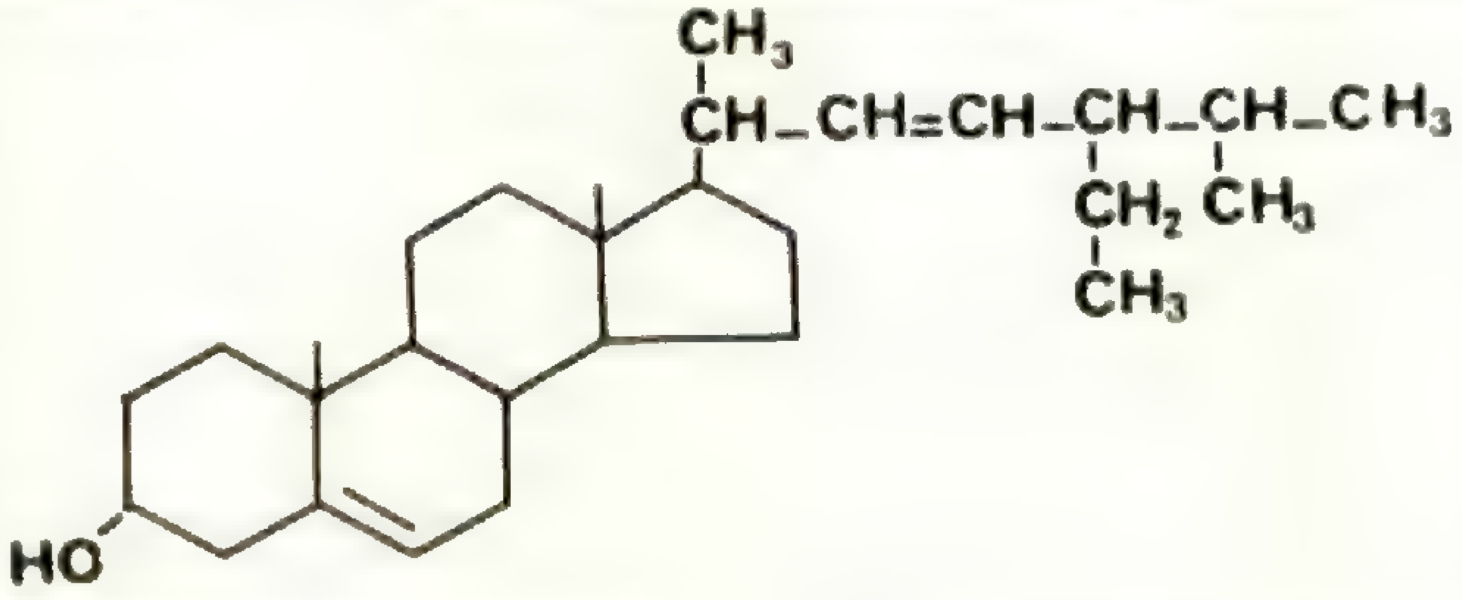
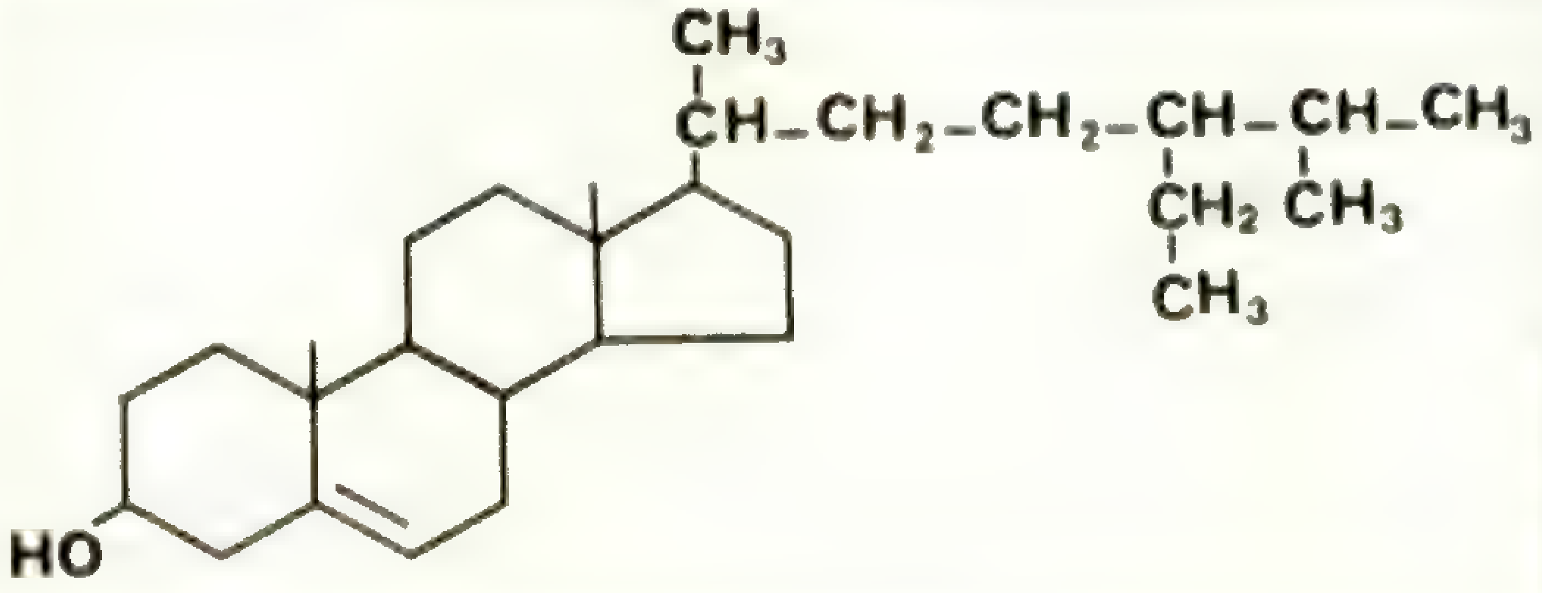
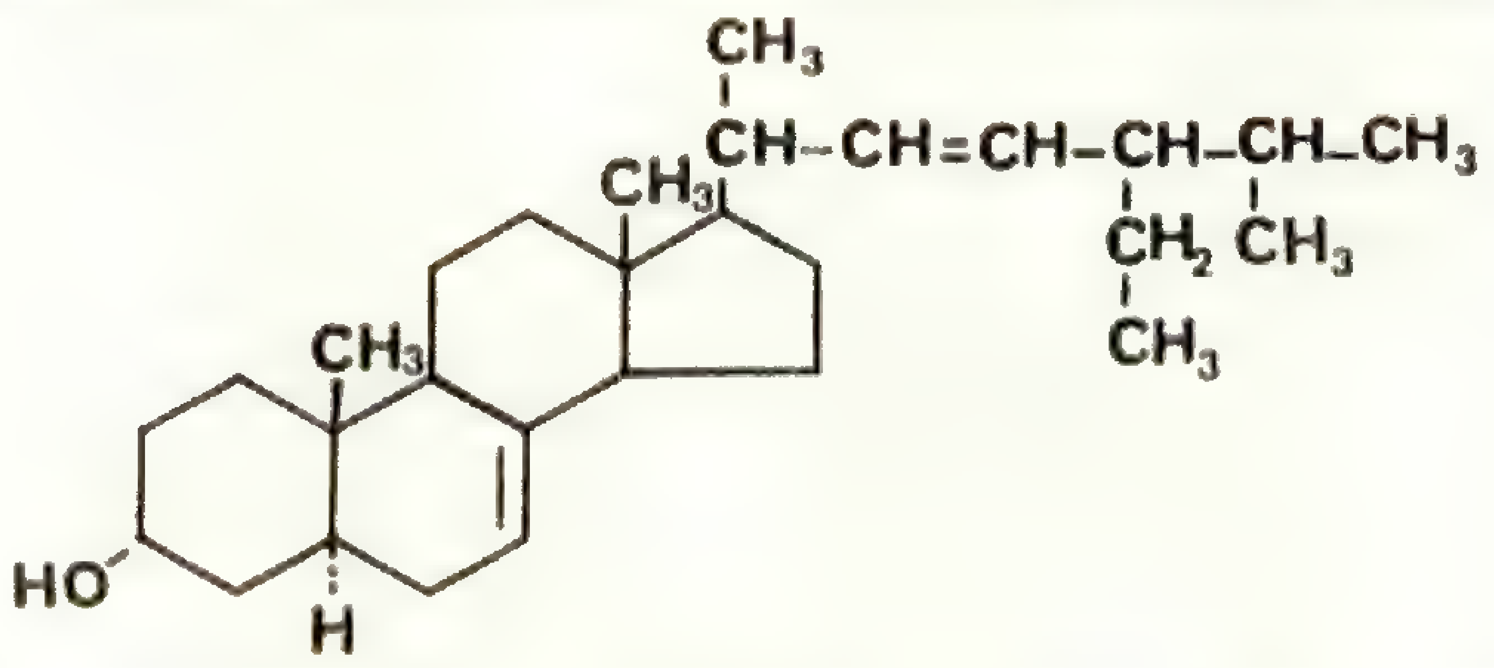
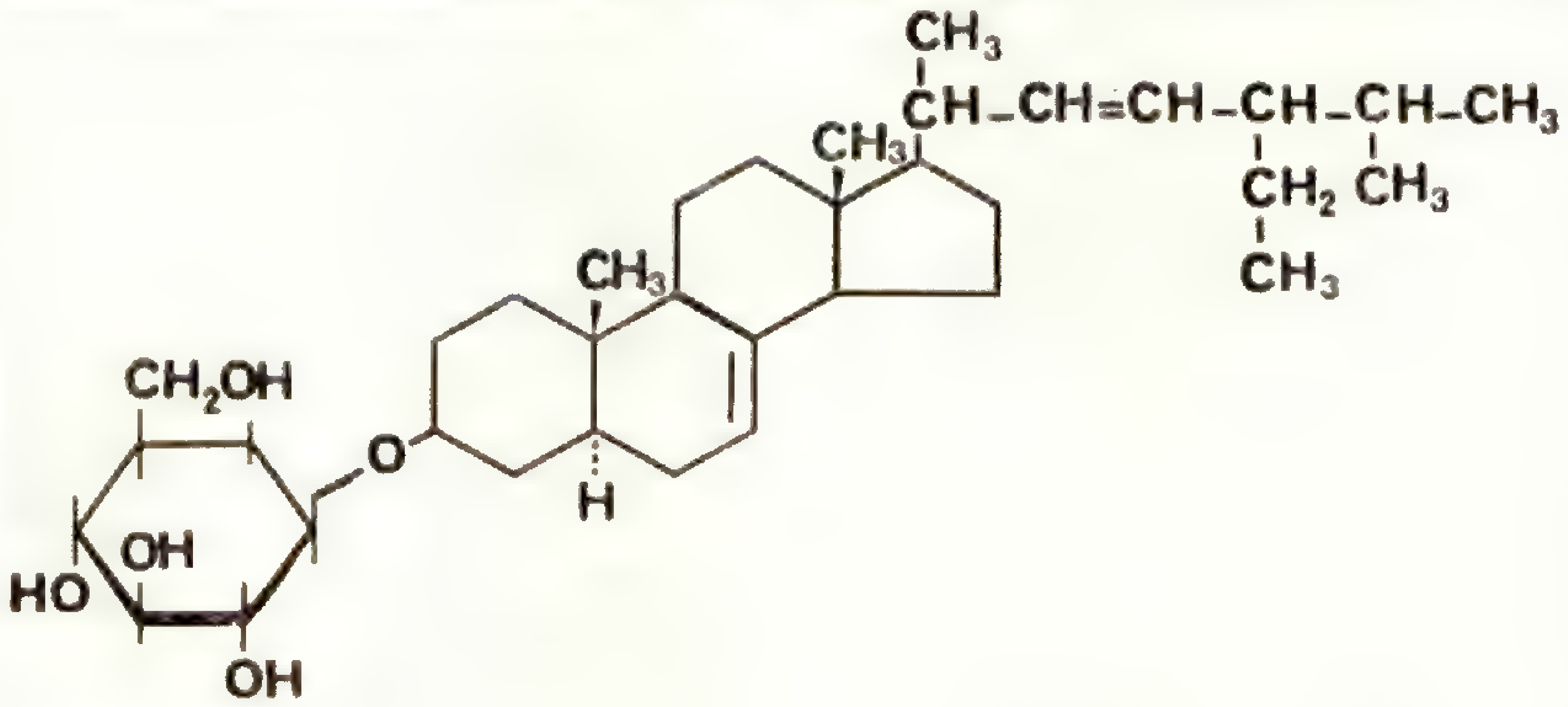
PRODUITS	FORMULES	HISTORIQUE	Nombre sp.
56 - Δ^7-stigmasténol		Isolé pour la première fois de l'huile de germe de blé et structure établie par IDLER & al.(1953). 1er isolement du genre : TAKEDA & al. (1958) (*B.falcatum*).	1
57 - Δ^{22}-stigmasténol		Obtenu pour la première fois par synthèse par BARTON & BROOKS (1950). 1er isolement comme produit naturel, à partir de *Bupleurum falcatum* L., par TAKEDA & KUBOTA (1958).	1
58 - Stigmastérol		Isolé pour la première fois de *Physostigma venetum* Balf. par WINDAUS & HAUTH (1906). Structure établie par FERNHOLZ (1933 et 1934) et FERNHOLZ & CHAKRAVORTY (1934). 1er isolement du genre : TAKEDA & KUBOTA (1958) (*B.falcatum*)	9 + 4 (genres affines)
59 - β-Sitostérol (ou Cinchol)		Isolé pour la première fois de l'huile de maïs, ANDERSON & SHRINER (1926). BERNSTEIN & WALLIS (1937) l'identifient au dihydro-22,23 stigmastérol. Structure du stigmastérol (cf. ci-dessus). 1er isolement du genre : TOMIMATSU & al. (1972) (*B.falcatum*).	1

Tableau VIII (*fin*).

PRODUITS	FORMULES	HISTORIQUE	Nombre sp.
60 - α-Spinastérol		Isolé pour la première fois de la feuille d'épinard par HEYL & al. (1929). Isolé pour la 1ère fois du genre par TAKEDA & al. (1953) (*B.falcatum*).	10
61 - α-Spinastéryl-β,D-glucopyranoside		Premier isolement : ITO & al. (1964) 1er isolement dans le genre : ISHII & al. (1977) (*B.falcatum*).	1

— saikosaponine a : 6″-0-acétyl (*43*) et 23-0-acétyl (44),
— saikosaponine d : 3″-0-acétyl (*47*) et 6″-0-acétyl (48).

La 6″-0-acétyl-saikosaponine b_4 doit être considérée comme un artefact (*cf.* Shimaoka & *al.*, 1975 ; Ishii & *al.*, 1977).

Les structures de ces différents composés sont insérées dans le tableau VII.

VIII. Stérols

Cinq stérols [Δ_7 (*56*) et Δ_{22}-stigmasténol (*57*), stigmastérol (*58*), β-sitostérol (*59*) et α-spinastérol (*60*)] ainsi que le glycoside de l'α-spinastérol (*61*) sont signalés dans le genre *Bupleurum* L. Dans un premier temps, tous ces produits ont été isolés de *B. falcatum* L. (*cf.* Takeda, 1973).

Ce nombre de constituants est relativement élevé, compte tenu du fait que seulement deux de ces dérivés (β-sitostérol et stigmastérol) ont été caractérisés dans l'ensemble de la tribu des Peucédanées (*cf.* Carbonnier & *al.*, 1978), une des plus grandes tribus de la famille des Ombellifères.

Chez *Bupleurum*, nos résultats tendent à montrer que cette série est mieux représentée chez les espèces les plus primitives et qu'elle est pratiquement absente des espèces méditerranéennes recouvrant le sous-genre *Tenoria* plus évolué. S'il existait un lien entre l'archaïsme et la richesse en stérols, il semblerait logique que les Peucédanées, plus évoluées que les Amminées auxquelles se rattache *Bupleurum*, soient moins bien pourvues en constituants de cette série, or, c'est ce que l'on observe ; il convient toutefois de noter que ceci ne constitue pas la preuve que l'abondance des stérols soit un critère de primitivité, ces composés étant rarement recherchés systématiquement ; les comparaisons numériques qu'il nous a été possible d'effectuer ne doivent donc pas conduire à des conclusions considérées comme définitives.

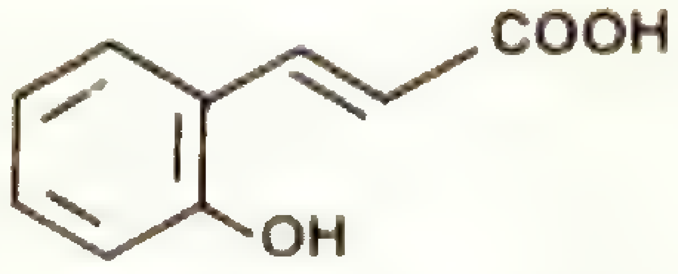
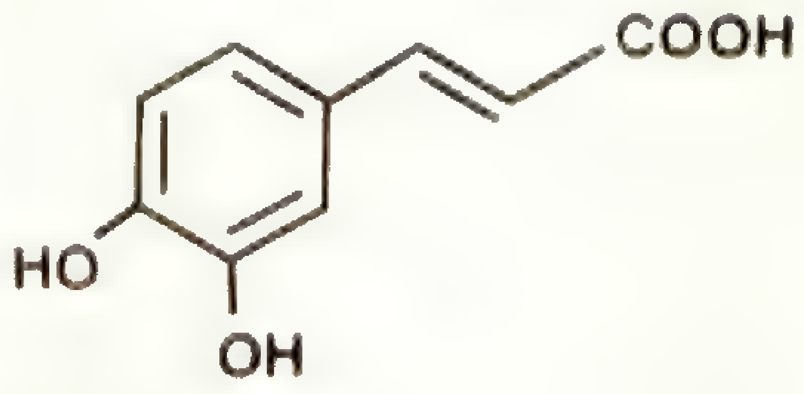
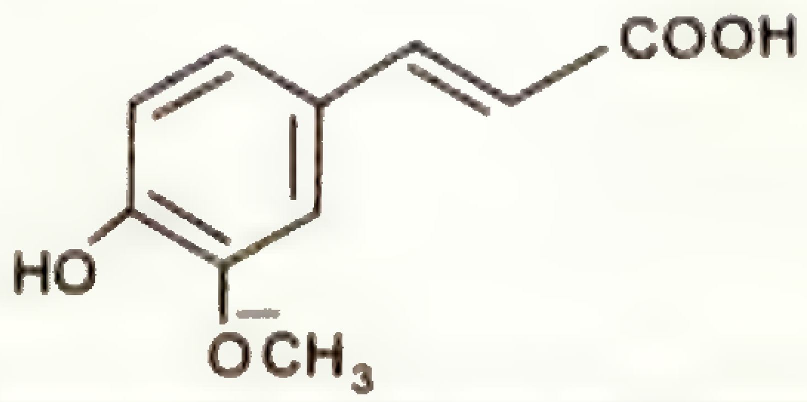
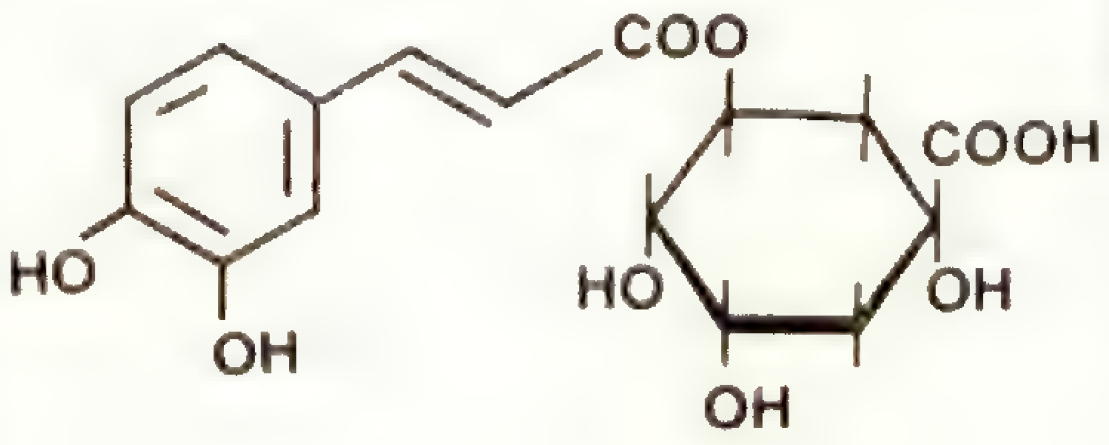
IX. Acides cinnamiques et dérivés

Trois acides cinnamiques : l'acide ortho-coumarique (*62*), l'acide caféique (*63*) et l'acide férulique (*64*), ainsi qu'un dérivé de l'acide caféique [l'acide chlorogénique (*65*)], ont été rencontrés à l'état libre dans le genre *Bupleurum* L.

Bien que ces polyphénols soient des indicateurs du degré d'évolution des Angiospermes (Bate-Smith, 1962 et 1968), ils ne semblent pas avoir été systématiquement recherchés dans le genre *Bupleurum*. En effet, mis à part notre étude, seul Bate-Smith dans son travail de 1962 où il prend comme exemple du genre l'espèce *B. fruticosum* L. s'est intéressé à cette série.

Comme on peut le voir dans le catalogue des substances, la répartition de ces polyphénols est très dispersée dans le genre. Leur distribution actuellement connue n'est donc pas susceptible d'apporter, au moins au niveau de cette étude générique, une quelconque information quant au degré évolutif des espèces étudiées.

Tableau IX. — Acides cinnamiques et dérivés signalés chez *Bupleurum*.

PRODUITS	FORMULES	HISTORIQUE	Nombre sp.
62 - Acide ortho-coumarique		Isolé pour la première fois d'*Agraecum fragans* L. par ZWENGER (1872). Signalé dans le genre *Bupleurum* dans plusieurs espèces par CAUWET-MARC (1976).	8
63 - Acide caféique		Isolé pour la première fois du café et sa structure établie par HLASIWETZ (1867). Signalé pour la 1ère fois dans le genre par BATE-SMITH (1962) (*B.fruticosum*).	1
64 - Acide férulique		Isolé pour la première fois de *Ferula foetida* Rgl. par HLASIWETZ & BARTH (1866). Reconnu pour la 1ère fois dans le genre par BATE-SMITH (1962) (*B.fruticosum*).	17 + 3 (genres affines)
65 - Acide chlorogénique		Isolé pour la première fois par ROCHLEDER (1846) à partir du café. Structure définitive établie par FISCHER & DANGSHAT (1932). Signalé dans plusieurs espèces du genre *Bupleurum* par CAUWET-MARC (1976).	29 + 5 (genres affines)

X. Coumarines

Bien que cette série soit très bien représentée chez les Ombellifères (Gonzalez & *al.*, 1976), cinq coumarines seulement ont été trouvées dans le genre *Bupleurum* L.

Il s'agit de :

— trois coumarines simples [l'isoscopolétine (*66*), la scoparone (*67*) et la triméthoxy-6, 7, 8 coumarine (*68*)], qui ont été isolées de l'espèce *B. fruticescens* L. par Gonzalez & *al.* (1975) ;

— une dihydrofurocoumarine : l'anomaline (*69*), qui a été relevée chez *B. falcatum* L. par Banerji & *al.* (1977) ;

— une furocoumarine, l'angélicine (*70*), qui a été signalée dans une variété de *B. falcatum* L. (var. *komarovii* K.-Pol.) par Nakabayashi & *al.* (1964). Nous avons nous-mêmes recherché ce dernier produit sans succès dans une cinquantaine de taxons, ce qui nous amène à penser que le genre *Bupleurum* ne renferme aucune des furocoumarines (*s.s.*), habituellement rencontrées chez les Ombellifères.

Vis-à-vis des coumarines simples, le nombre de données relatives au genre *Bupleurum* est trop faible pour apporter des renseignements taxonomiquement utiles.

Les formules de ces constituants sont données dans le tableau X.

XI. Lignanes

Cette série est très peu représentée chez les Ombellifères et jusqu'à ces dernières années, on ne signalait dans celle-ci qu'un seul dérivé : la silicicoline (ou desoxypodophyllotoxine) dont la distribution est limitée aux genres *Anthriscus* (*A. silvestris* (L.) Hoffm. et *A. caucalis* Bieb.) et *Cicuta* (*C. maculata* L.) (*cf.* Hegnauer, 1973).

La découverte par Gonzalez & *al.* (1975) de deux nouveaux lignanes [l'isodiphylline (*71*) et la deoxyisodiphylline (*72*)] chez *Bupleurum fruticescens* L. présente donc un grand intérêt au niveau de la famille.

La structure de ces deux derniers dérivés est donnée dans le tableau XI.

XII. Flavonoïdes

A notre connaissance, deux articles de synthèse consacrés aux flavonoïdes des Ombellifères, et intéressant donc le genre *Bupleurum* L., sont parus à ce jour (Harborne, 1971 ; Bandyukova, 1972). Cette série est actuellement la plus étudiée dans ce genre et de nombreuses données nouvelles ont été établies depuis la parution de ces revues.

Il ressort de cet ensemble de travaux que les variations qualitatives inter-spécifiques des flavonoïdes sont très faibles et présentent donc peu d'intérêt taxonomique au niveau infra-générique ; par contre les variations quantitatives qui ont, elles aussi, fait l'objet de nombreuses études, permettent d'éclaircir le rôle de différents facteurs vis-à-vis du métabolisme flavonoïdique.

Tableau X. — Coumarines signalées chez *Bupleurum*.

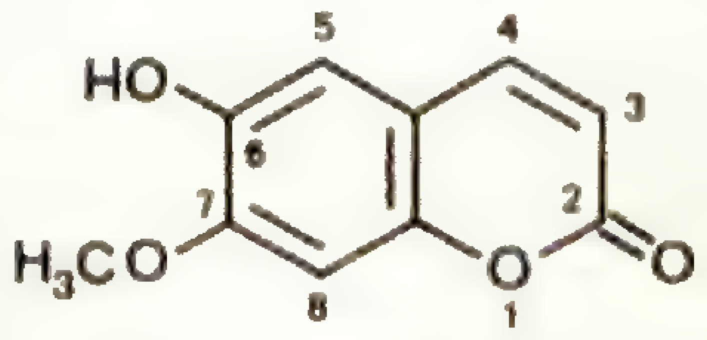
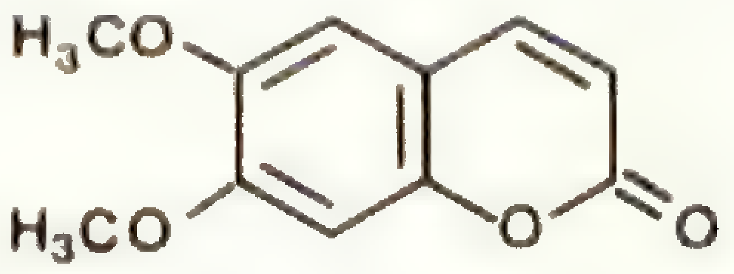
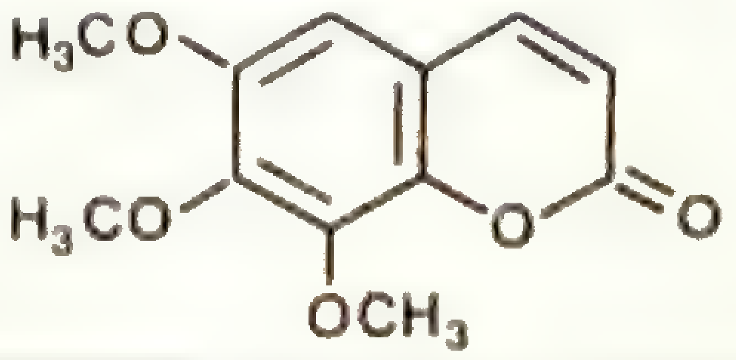
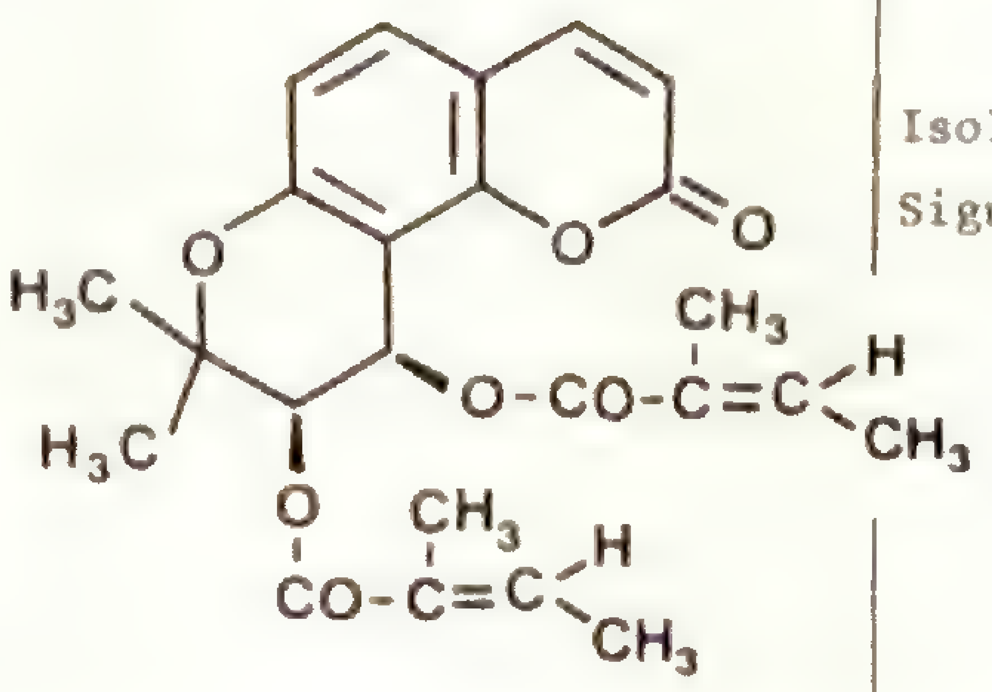
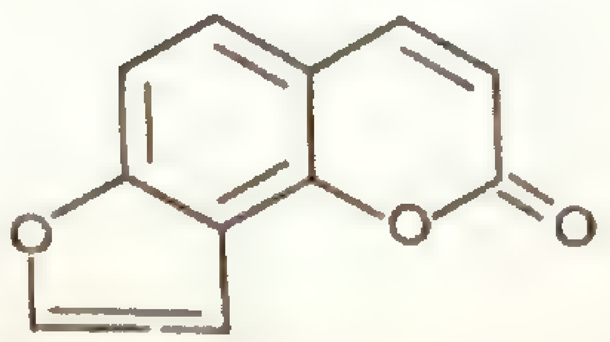
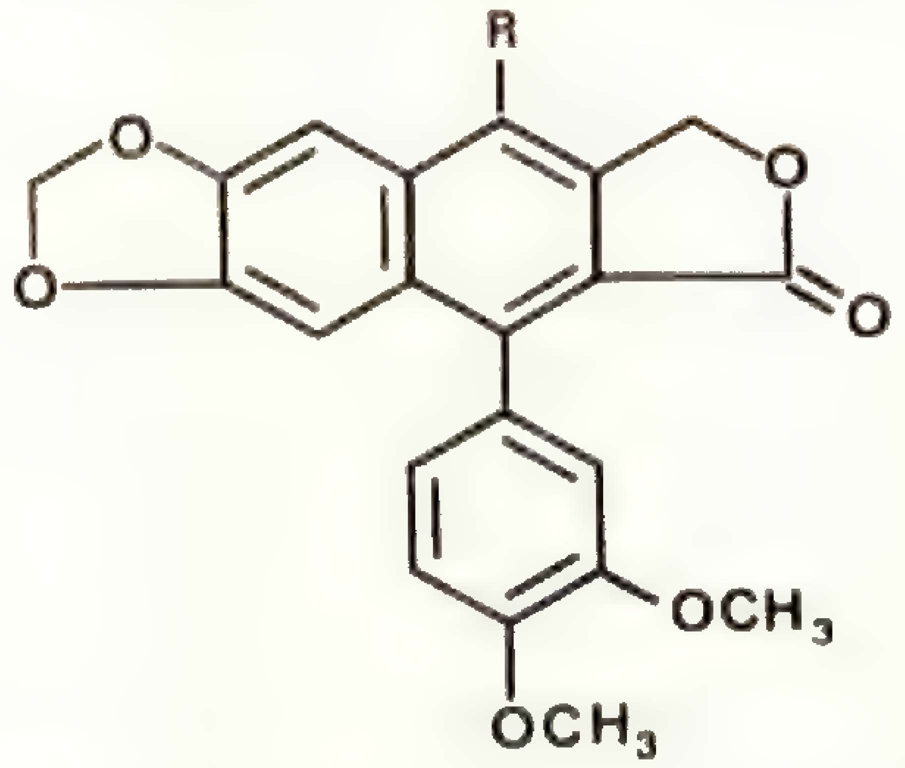
PRODUITS	FORMULES	HISTORIQUE	Nombre sp.
COUMARINES SIMPLES			
66 - Isoscopolétine		Isolée pour la première fois de *Buxus koreana* Nakai par NAKANO & al. (1966). Signalée pour la 1ère fois dans le genre par GONZALEZ & al. (1975) (*B.fruticescens*).	1
67 - Scoparone		Isolée pour la première fois d'*Artemisia scoparia* Waldst. & Kit par PARIHAR & DUTT (1947). Structure établie et vérifiée par synthèse par SINGH & al. (1954). Signalée dans le genre pour la 1ère fois par GONZALEZ & al. (1975) (*B.fruticescens*).	1
68 - Triméthoxy-6,7,8 coumarine		Préparée tout d'abord par synthèse par KÖRNER & BIGINELLI (1891). Structure démontrée par WESSELY & DEMMER (1928). 1er isolement en tant que produit naturel de *Fagara macrophyla* Engl. par KING & al. (1954). 1er isolement du genre : GONZALEZ & al. (1975) (*B.fruticescens*).	1
DIHYDROPYRANNOCOUMARINE			
69 - (-) Anomaline		Isolée pour la première fois des racines d'*Angelica anomala* Lall. par HATA & al. (1966). Signalée pour la 1ère fois dans le genre par BANERJI & al. (1977) (*B.falcatum*).	1
FUROCOUMARINE			
70 - Angélicine		Isolée pour la première fois des racines d'*Angelica archangelica* L. par BUCHNER (1842). Structure établie par SPATCH & PESTA (1934). Signalée pour la 1ère fois dans le genre par NAKABAYASHI & al. (1964) (*B.falcatum* var. *komarovii*).	1

Tableau XI. — Lignanes signalés chez *Bupleurum*.

PRODUITS	FORMULE	HISTORIQUE	Nombre sp.
71 - Isodiphylline R = OH		Produits isolés pour la première fois de *Bupleurum fruticescens* L. par GONZALEZ & al. (1975).	1
72 - Deoxyisodiphylline R = H			1

1. Variations avec la conservation en herbier

Minaeva & Valkonskaya (1970) ont montré qu'il n'y avait aucune différence de composition en flavonoïdes entre des individus fraîchement récoltés et des exemplaires d'herbier du genre *Bupleurum* vieux de soixante ans. Nous avons personnellement confirmé ces observations sur des échantillons de *B. atlanticum* Murb. conservés en herbier depuis cent cinquante ans (Cauwet & Carbonnier, 1976*b*).

2. Variations avec les conditions écologiques

Sobolovskaya & Minaeva (1961) ont remarqué que les espèces d'altitude sont celles qui ont la plus forte teneur en flavonoïdes (analyses effectuées sur des fleurs de la région de l'Altaï).

D'autre part l'étude comparée de *B. rotundifolium* L., *B. pusillum* Kryl., *B. bicaule* Helm., *B. aureum* Fisch., *B. scorzonerifolium* Willd. et *B. multinerve* DC. a montré une augmentation de la teneur en flavonoïdes lorsque l'on passe des espèces mésophiles aux espèces xérophiles (Minaeva & *al.*, 1965).

Kisselieva & Minaeva (1972) ont signalé que *B. rotundifolium* L. présente des variations de taux de flavonols plus importantes dans des cultures en pleine terre que dans des cultures en serre.

Enfin, on observe certaines variations quantitatives en fonction de la période de la journée [expériences de Kisselieva & Minaeva (1974) sur *B. brachiatum* C. Koch ex Boiss].

3. Variations avec l'organe

Gorovoy & Ulanova (1974) ont prouvé que les inflorescences sont beaucoup plus riches en flavonols libres que les feuilles ou les tiges ; par contre, tous les organes renferment des quantités globales approximativement équivalentes de glycosides flavonoliques. Les racines ne renferment que des traces de flavonoïdes (Gorovoy & *al.*, 1973).

Notons, enfin, que certains glycosides peuvent être spécifiques d'organes déterminés (narcissine et isoquercitrine dans les feuilles et les tiges), tandis que la rutine est présente partout, y compris dans la racine. En outre, Zaprometov & *al.* (1972) ont mis en évidence un glucoside de quercétine caractéristique de l'hypocotyle.

4. Variations avec le stade de développement

Zaprometov & *al.* (1972) prenant pour support *B. rotundifolium* L., ont indiqué que les flavonols libres apparaissent seulement chez l'adulte, tandis que leurs glycosides sont présents à tous les stades, y compris chez la jeune plantule.

Il apparaît donc nettement que, du point de vue quantitatif et dans l'ensemble de la plante, les flavonols et leurs glycosides ont des évolutions différentes : MINAEVA & KISSELIEVA (1971) sur *B. rotundifolium* L. et KISSELIEVA & MINAEVA (1968) sur *B. aureum* Fisch. ont montré que la teneur en flavonols libres augmente avec le stade de développement jusqu'au début de la floraison, tandis que celle en glycosides est maximum dans la feuille au stade de la rosette et diminue ensuite (*cf.* KISSELIEVA & MINAEVA, 1976).

Ces auteurs (voir aussi KISSELIEVA & *al.*, 1971) constatent que, chez les deux espèces étudiées, le taux de flavonols libres et de leurs glycosides diminue dans toute la plante lors de la fructification, phénomène qui s'accélère rapidement lors de la maturation des fruits. MINAEVA (1974) note que dans les organes reproducteurs cette décroissance est plus rapide pour les formes libres que pour leur glycosides.

5. Métabolisme flavonoïdique

Le rapport des quantités de flavonols libres à celui des glycosides a soulevé le problème fondamental de savoir si les glycosides étaient formés par condensation d'un sucre sur le flavonol libre ou si ceux-ci résultaient de l'hydrolyse des glycosides préexistants.

ZAPROMETOV & *al.* (1972) ont montré par la technique du marquage (^{14}C) que les glycosides apparaissent après les flavonols libres ; si ceux-ci sont absents de la plantule, c'est qu'ils sont glycosidés dès leur formation et que, dès lors, ils ne s'accumulent pas.

Le catabolisme des flavonoïdes de *Bupleurum* commence à être connu. Ainsi, ZHANAEVA & *al.* (1978) ont récemment mis en évidence la présence dans la feuille d'un système enzymatique capable de cliver les flavonols en formant de l'acide phloroglucine carboxylique.

6. Variation qualitative

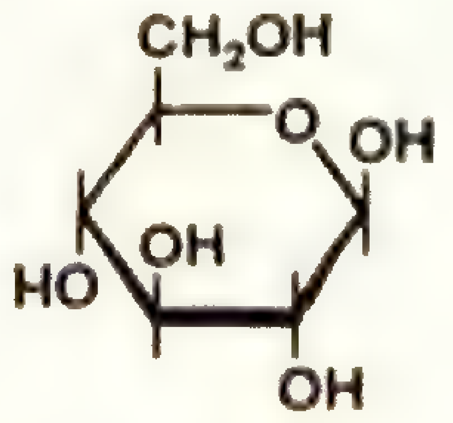
Il convient de remarquer que les flavonoïdes ne sont représentés dans le genre *Bupleurum* L. que [1] par des flavonols libres ou par leurs glycosides.

Les trois flavonols que l'on y rencontre sont connus chez d'autres genres d'Ombellifères ; il s'agit du kaempférol (*73*), de la quercétine (*74*) et de l'isorhamnétine (*75*) ; quatre de leurs glycosides : le rutinoside-3 kaempférol (*76*), l'isoquercitrine (ou glucoside-3 quercétine) (*77*), la rutine (ou rutoside ou rutinoside-3 quercétine) (*78*) et la narcissine (ou rutinoside-3 isorhamnétine) (*79*) ont été isolés de différentes espèces de *Bupleurum* (*cf.* formules tabl. XIV).

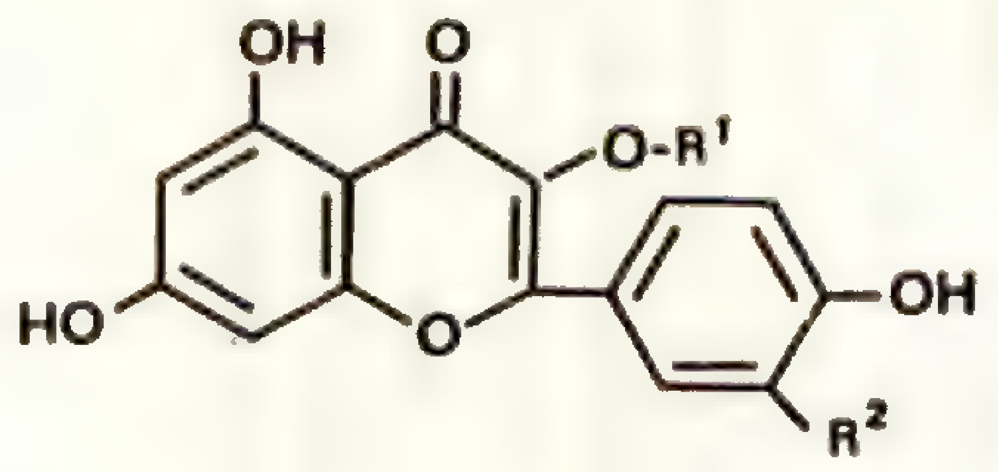
La distribution de ces différents constituants dans le genre est très variable. C'est ainsi que, si la rutine, la quercétine, la narcissine et l'isorhamnétine se trouvent pratiquement dans toutes les espèces étudiées, les autres flavonoïdes ont une distribution beaucoup plus restreinte, qui est même limitée pour le rutinoside-3 kaempférol à *B. gibraltaricum* Lam. Il est également intéressant de remarquer que, si certains d'entre eux comme la

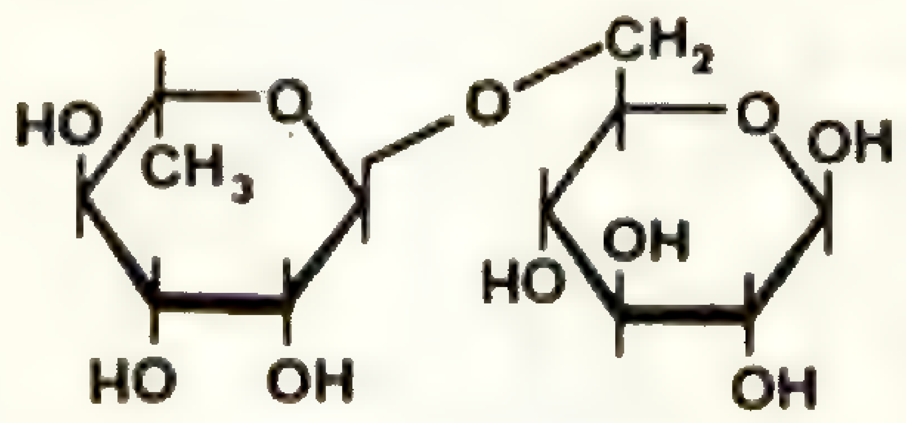
1. Bien que KISSELIEVA & MINAEVA (1976) aient signalé chez *B. rotundifolium* L. un glycoside de cyanidine non complètement identifié.

TABLEAU XII. — Flavonoïdes signalés chez *Bupleurum*.



I = *Glucopyranose*





II = *Rutinose*

PRODUITS	FORMULES	HISTORIQUE	Nombre sp.
73 - Kaempférol	R_1 = H R_2 = H	Isolé pour la première fois de *Delphinium consolida* S.F.Gray par PERKIN & WILKINSON (1902). Structure établie par HERŠTEIN & von KOSTANEKI (1899). Signalé pour la 1ère fois dans le genre par BATE-SMITH (1962) (*B.fruticosum*).	5
74 - Quercétine	R_1 = H R_2 = OH	Isolé pour la première fois de l'écorce de *Quercus tinctoria* Czern. par RIGAUD (1854). Structure établie par KOSTANEKI & TAMBOR (1895). Signalé pour la 1ère fois dans le genre chez *B.falcatum* par HORHAMMER & al. (1958).	57 + 6 (genres affines)
75 - Isorhamnétine	R_1 = H R_2 = OCH_3	Isolé pour la première fois de *Cheiranthus cheiri* L. par PERKIN & HUMMEL (1896). Structure définitive établie par PERKIN & PIGLIM (1898) qui lui donnent son nom actuel. Signalé pour la 1ère fois dans le genre par HORHAMMER & al.(1958)(*B.falcatum*).	38 + 2 (genres affines)
76 - Rutinoside-3 kaempférol	R_1 = II R_2 = H	Isolé pour la première fois des feuilles de *Calystegia japonica* Choisy par HUKUTI (1939). Signalé pour la 1ère fois dans le genre chez *B.gibraltaricum* par CROWDEN & al. (1969).	1
77 - Isoquercitrine	R_1 = I R_2 = OH	Isolé pour la première fois de *Gossypium herbaceum* L. par PERKIN (1909). Structure vérifiée par synthèse par ICE & WENDER (1952). Signalé pour la 1ère fois dans le genre par MINAEVA & al. (1965) (*B.aureum*, *B.bicaule*, *B.multinerve*, *B.pusillum* et *B.scorzonerifolium*).	11
78 - Rutine (rutoside)	R_1 = II R_2 = OH	Isolé pour la première fois de *Ruta graveolens* L. par WEISS (1842). La nature glycosidique du produit et la structure de l'aglycone sont établies par STEIN (1862). Le sucre est identifié par CHARAUX (1924) et sa position d'attache est donnée par ATTREE & PERKIN (1927). Signalé pour la 1ère fois dans le genre par RABATE (1930) (*B.falcatum*).	60 + 4 (genres affines)
79 - Narcissine	R_1 = II R_2 = OCH_3	Isolé pour la première fois de *Narcissus tazetta* Linn. par KUBOTA & HASE (1956). Structure établie par KOTAKE & ARAKAWA (1956). Signalé pour la 1ère fois dans le genre par MINAEVA & VALKONSKAYA (1964) (*B.multinerve*).	56 + 4 (genres affines)

rutine [1], le kaempférol et la quercétine sont très répandus dans la famille des Ombellifères, d'autres comme l'isorhamnétine (HARBORNE, 1971), la narcissine et le rutinoside-3 kaempférol s'avèrent, au contraire, très rares dans cette famille.

CONCLUSION

Soixante-huit taxons représentant cinquante et une espèces [2] ont été étudiés d'un point de vue chimique quelconque ; parmi eux trente-quatre ont été abordés sous cet aspect, pour la première fois, par nous-mêmes.

L'ensemble des travaux cités permet de caractériser soixante-dix-neuf constituants dans le genre *Bupleurum* L., ce qui représente quatre cent vingt-huit données (plante-produits), dont deux cent vingt-trois établies et quatorze confirmées par les auteurs. L'examen des tableaux I à XII révèle que trente et un produits nouveaux [3] ont été isolés de ce genre qui constitue donc une source intéressante de substances naturelles originales.

Si les soixante-dix-neuf produits isolés représentent la plupart des grands groupes de constituants végétaux, il faut tout de même remarquer un certain nombre d'absences. C'est ainsi que les sesquiterpènes, si abondants dans quelques genres d'Ombellifères (*cf.* HEGNAUER, 1973 et 1978), semblent d'après la littérature actuelle complètement absents des *Bupleurum* qui, par contre, renferment de nombreux triterpènes très mal représentés dans d'autres groupes de la famille (*cf.* Peucédanées).

On notera de même l'absence de références relatives aux phénylpropanes, aux chromones, aux buténolides ou aux phtalides. Enfin, HARBORNE & KING (1976) ont recherché sans succès des sulfates de flavonoïdes dans de nombreuses espèces de *Bupleurum* ; cette nouvelle série de polyphénols semblant largement distribuée dans la famille, il s'agit très nettement d'une particularité chimiotaxonomique.

Parmi les séries représentées dans le genre il convient de noter l'inégalité de l'importance de leur étude ; en effet, si plus de cinquante espèces ont été examinées quant à leur contenu en flavonoïdes, la plupart des produits naturels nouveaux ne sont signalés que dans un seul taxon : celui duquel ils ont été isolés. L'exemple des triterpénoïdes, qui comprend dix-sept des trente et une substances naturelles nouvelles, illustre bien cette remarque puisqu'elles ont toutes été extraites du seul *Bupleurum falcatum* L. L'intérêt porté à cette espèce par les chercheurs nippons résulte du fait que sa racine entre dans la pharmacopée traditionnelle chinoise (« Ch'ai-fu » en Chine ou « saiko » au Japon = *bupleuri radix*). Malheureusement la distribution de ces dix-sept constituants n'a pratiquement pas été étudiée, ces dérivés ne sont donc pas utilisables à des fins taxonomiques. Il en est de même actuellement pour la plupart des autres séries chimiques excepté les flavonoïdes.

1. Quantitativement la rutine est le plus important de ces flavonols ; plusieurs fois dosée elle représente environ 4 % en poids de matériel sec de la plante (*cf.* par exemple KIM LI GYUN & CHU DONG BOM, 1975).

2. Auxquelles il convient d'ajouter six espèces appartenant à des genres affines (*Hermas, Heteromorpha, Nirarathamnus* et *Rhyticarpus*) examinées pour la première fois de ce point de vue par les auteurs. Ces études portant sur les stérols, les acides cinnamiques et les flavonoïdes augmentent de trente-cinq le nombre de données (plante-produits) actuellement connues et relatives au genre *Bupleurum* et à son environnement taxonomique immédiat.

3. Parmi les trente et une substances nouvelles, on distingue : treize saikosaponines, neuf polyines, quatre saikogénines, deux cyclohexadiènes, deux lignanes, deux monoterpènes dont un alcool spécifique : le bupleurol.

Cependant une place à part sera faite aux polyines bien que les données concernant ces produits ne se rapportent qu'à six espèces ; en effet, les résultats obtenus par Bohlmann & *al* (*l.c.*), intéressant treize substances et leur distribution, semblent avoir une signification au niveau des deux sous-genres. Aux deux foyers de différenciation mis en évidence pour le genre *Bupleurum* L. par l'un d'entre nous (Cauwet, 1970, 1971) correspondent le sous-genre *Bupleurum* d'origine asiatique et le sous-genre *Tenoria* d'origine méditerranéenne distingués sur des critères morphologiques, anatomiques et chorologiques (Cauwet-Marc, 1976). Or, toutes les espèces étudiées par Bohlmann et rattachées au sous-genre *Tenoria* renferment des acétyléniques en C_{16} et sont dépourvues des dérivés en C_{15} et C_{17}, que l'on rencontre chez des espèces du sous-genre *Bupleurum.*

Signalons encore l'abondance relative des stérols bien mieux représentés dans le genre *Bupleurum* L. (surtout dans le sous-genre *Bupleurum*) que dans d'autres genres d'Ombellifères.

Parmi les flavonoïdes, seuls des flavonols ont pu être mis en évidence, ce qui, en accord avec le principe de Bate-Smith (1962), apporte un élément en faveur de l'archaïsme du genre *Bupleurum* L. au sein des Ombellifères dont certains genres renferment des flavonoïdes moins hydroxylés.

On constate que la plupart des espèces de *Bupleurum* étudiées présentent une composition en flavonoïdes analogue, ce qui confère une grande unité au genre mais qui, en contrepartie, rend cette série inutilisable au niveau infra-générique. Par contre la composition quantitative offre quelques différences au niveau des sous-sections. Comme le soulignent Gorovoy & *al.* (1978), les espèces de la sous-section *Chrysophyton* Linez. sont beaucoup plus pauvres en flavonols libres que les autres espèces d'Extrême-Orient soviétique. Nous avons pu faire une observation de même type sur les espèces méditerranéennes de la section *Tenoria* ; celles-ci se sont, en effet, avérées quantitativement beaucoup plus riches en flavonoïdes que les autres taxons du sous-genre (Cauwet-Marc, 1976).

Globalement la composition des espèces du genre *Bupleurum* L. constitue une « empreinte » suffisamment caractéristique du genre pour nous permettre d'apprécier ses affinités avec les autres Ombellifères. En effet, la présence de saponines et l'absence de furocoumarines constituent certains points de rapprochement avec d'autres genres, *Eryngium* et *Ferula,* par exemple. Toutefois, l'absence de sesquiterpènes et de coumarines sesquiterpéniques chez *Bupleurum* distingue très nettement ce taxon de *Ferula.*

Le critère « absence de furocoumarines » crée de même une différence fondamentale entre *Bupleurum* et tous les genres rattachés aux tribus des Peucédanées et des Pastinacées. Si ce dernier point permet un rapprochement chimique de *Bupleurum* avec les représentants de la tribu des Caucalidées, la présence de sulfate de flavonoïdes et de flavones et l'absence de saponine dans les seconds impliquent une séparation nette entre ces taxons, que leurs niveaux respectifs d'évolution morphologique situent aux antipodes dans la sous-famille des Apioideae.

Vis-à-vis des genres qui, comme *Bupleurum* appartiennent à la sous-tribu des Carinées, on notera la présence de furocoumarines chez *Amni, Apium, Petroselinum* et *Pimpinella* (Nielsen, 1971) ce qui singularise étrangement *Bupleurum* au sein de son groupe taxonomique.

La comparaison des faciès flavonoïques des genres considérés comme morphologique-

ment très proches de *Bupleurum* (*Hermas*, *Heteromorpha*, *Nirarathamnus* et *Rhyticarpus*) permet de constater que, mis à part *Heteromorpha*, de grandes différences séparent ces taxons ; en effet, l'isorhamnétine particulièrement bien représentée chez *Bupleurum* n'est présente que dans ce dernier genre et absente des trois autres.

L'analyse des résultats phytochimiques connus à ce jour, relatifs au genre *Bupleurum*, nous amène à constater que la chimiotaxonomie ne permet pas de mettre en évidence des différences notables entre les espèces ; la valeur des critères chimiques ne semble effective qu'à des niveaux taxonomiques de rang plus élevé. C'est ainsi que si l'on peut observer des différences entre les sous-genres, c'est surtout au niveau générique que la chimiotaxonomie s'avère la plus discriminatoire.

Le genre *Bupleurum*, déjà remarquable au sein de la famille des Ombellifères par ses feuilles entières, apparaît donc à la suite de cette mise au point comme caractérisé par un chimisme particulier qui le distingue très nettement des autres Ombellifères.

Remerciements

Nous tenons à exprimer notre gratitude envers P. Jössang qui a grandement participé à la recherche bibliographique ayant servi de support à cette mise au point.

CONSTITUANTS DU GENRE BUPLEURUM L.

LISTE DES AUTEURS AYANT TRAVAILLÉ SUR LE GENRE

(Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre de populations étudiées)

AUTEURS	TAXONS	SERIES
ARTEM'EVA & NIKONOV, 1971	B.tchimganicum	Flavonoïdes
BANDYUKOVA, 1972 Rev.bibl.	B.affine	Flavonoïdes
BANERJI & al., 1977	B.falcatum	Coumarines
BATE-SMITH, 1962	B.fruticosum	Ac.cinnam., Flav.
BOHLMANN & al., 1961	B.rotundifolium	Polyines
BOHLMANN, 1971	B.gerardi	Polyines
	B.longiradiatum	Polyines
	B.rotundifolium	Polyines
BOHLMANN & al., 1971	B.gerardi	Polyines
	B.multinerve	Polyines
	B.ranunculoides	Polyines
	B.tenuissimum	Polyines
BOHLMANN & al., 1975	B.gibraltaricum	Polyines, Cyclohex., Monoterp.
CAUWET-MARC, 1976	B.acutifolium (1)	Ac.cinnam., Flav.
	B.album (1)	Flavonoïdes
	B.antonii (1)	Ac.cinnam., Flav.
	B.atlanticum	
	subsp. aiouense (14)	Itols, Ac.cinnam., Flavonoïdes
	subsp. algeriense (11)	Ac.cinnam., Flav.
	subsp. atlanticum (7)	Ac.cinnam., Flav.
	subsp. mairei (3)	Ac.cinnam., Flav.
	B.balansae	
	var. balansae (2)	Flavonoïdes
	var. longiradiatum (1)	Flavonoïdes
	B.barceloi (1)	Ac.cinnam., Flav.
	B.benoistii (1)	Ac.cinnam., Flav.
	B.canescens (1)	Flavonoïdes
	B.dianthifolium (1)	Flavonoïdes
	B.dumosum (1)	Flavonoïdes
	B.falcatum (1)	Ac.cinnam., Flav.
	B.faurelii (4)	Ac.cinnam., Flav.
	B.foliosum (1)	Ac.cinnam., Flav.
	B.fruticescens	
	var. eliatus (1)	Ac.cinnam., Flav.
	var. fruticescens (1)	Ac.cinnam., Flav.
	B.fruticosum (1)	Stérols, Ac.cinnam., Flavonoïdes
	B.gibraltaricum (1)	Ac.cinnam., Flav.
	B.handiense (1)	Ac.cinnam., Flav.
	B.komarovianum (1)	Ac.cinnam., Flav.
	B.lateriflorum (1)	Stérols, Ac.cinnam., Flavonoïdes
	B.longicaule (1)	Stérols, Ac.cinnam., Flavonoïdes
	B.longiradiatum	
	var. breviradiatum (1)	Stérols, Ac.cinnam., Flavonoïdes
	var. longiradiatum (2)	Stérols, Ac.cinnam., Flavonoïdes
	B.mesatlanticum (7)	Ac.cinnam., Flav.
	B.montanum (11)	Flavonoïdes
	B.mundtii (1)	Stérols, Ac.cinnam., Flavonoïdes
CAUWET-MARC, 1976 (suite)	B.oligactis	
	var. choulettei (1)	Flavonoïdes
	var. oligactis (1)	Flavonoïdes
	B.olympicum (1)	Ac.cinnam., Flav.
	B.petiolare (1)	Stérols, Ac.cinnam., Flavonoïdes
	B.plantagineum (1)	Flavonoïdes
	B.ranunculoides	
	var. ranunculoides (15)	Ac.cinnam., Flav.
	var. telonense (5)	Stérols, Ac.cinnam., Flavonoïdes
	B.rigidum	
	subsp. paniculatum (1)	Ac.cinnam., Flav.
	subsp. rigidum (1)	Stérols, Ac.cinnam., Flavonoïdes
	B.sacchalinense (1)	Stérols, Ac.cinnam., Flavonoïdes
	B.salicifolium	
	var. aciphyllum (2)	Ac.cinnam., Flav.
	var. salicifolium (1)	Ac.cinnam., Flav.
	B.scorzonerifolium (1)	Stérols, Ac.cinnam., Flavonoïdes
	B.spinosum	
	var. mauritanicum (4)	Stérols, Ac.cinnam., Flavonoïdes
	var. spinosum (6)	Stérols, Ac.cinnam., Flavonoïdes
	B.subspinosum (1)	Flavonoïdes
	B.triradiatum	
	var. alpinum (1)	Ac.cinnam., Flav.
	HERMAS	
	H.quinquedentata (1)	Stérols, Ac.cinnam., Flavonoïdes
	HETEROMORPHA	
	H.glauca (1)	Ac.cinnam., Flav.
	H.trifoliata (1)	Stérols, Ac.cinnam., Flavonoïdes
	NIRARATHAMNUS	
	N.asarifolius (1)	Stérols, Ac.cinnam., Flavonoïdes
	RHYTICARPUS	
	R.difformis (1)	Ac.cinnam., Flav.
	R.ecklonis (1)	Stérols, Ac.cinnam., Flavonoïdes
CAUWET & CARBONNIER, 1976a	B.atlanticum	
	subsp. mairei (3)	Flavonoïdes
CAUWET & CARBONNIER, 1976b	B.atlanticum	
	var. aiouense (14)	Flavonoïdes
	var. algeriense (11)	Flavonoïdes
	var. atlanticum (7)	Flavonoïdes
	var. mairei (3)	Flavonoïdes
CHOI BYUNGKI, 1975	B.falcatum	Polyines
CROWDEN & al., 1969	B.affine	Flavonoïdes
	B.angulosum	Flavonoïdes

AUTEURS	TAXONS	SERIES
CROWDEN & al., 1969 (suite)	B.dianthifolium	Flavonoïdes
	B.gibraltaricum	Flavonoïdes
	B.prealtum	Flavonoïdes
D'YAKONOVA, 1960	B.aureum	Flavonoïdes
FOURMENT & ROUZET, 1960a	B.plantagineum	Flavonoïdes
FOURMENT & ROUZET, 1960b	B.plantagineum	Flavonoïdes
FRANCESCONI & SANNA, 1911	B.fruticosum	Monoterpènes
FRANCESCONI & SERNAGIOTTO, 1913	B.fruticosum	Alcools
FRANCESCONI & SERNAGIOTTO, 1916	B.fruticosum	Monoterpènes
GONZALEZ & al., 1975	B.fruticescens	Coumarines, Lignanes
GOROVOY, 1966	B.euphorbioides	Séries diverses
	B.komarovianum	Séries diverses
	B.scorzonerifolium	Séries diverses
	B.triradiatum	Séries diverses
GOROVOY & ULANOVA, 1968	B.euphorbioides	Flavonoïdes
	B.komarovianum	Séries diverses
	B.longiradiatum	Flavonoïdes
	B.scorzonerifolium	Flavonoïdes
	B.sibiricum	Flavonoïdes
HARBORNE & WILLIAMS, 1972	B.aciphyllum	Flavonoïdes
HÖRHAMMER & al., 1958	B.falcatum	Flavonoïdes
ISHII & al., 1977	B.falcatum	Triterpènes, Stérols
KARRER, 1958 (d'après)	B.fruticosum	Monoterpènes
KISSELIEVA & MINAEVA, 1968	B.aureum	Flavonoïdes
KUBOTA & HINOH, 1966	B.falcatum	Triterpènes
KUBOTA & al., 1967	B.falcatum	Triterpènes
KUBOTA & HINOH, 1967	B.falcatum	Triterpènes
KUBOTA & TONAMI, 1967	B.falcatum	Triterpènes
KUBOTA & HINOH, 1968	B.falcatum	Triterpènes
KURONO & al., 1953	B.falcatum	Ac. éthyléniques
MINAEVA & VALKONSKAYA, 1964	B.multinerve	Sucres, Flavon.
MINAEVA & al., 1965	B.aureum	Flavonoïdes
	B.bicaule	Flavonoïdes
	B.multinerve	Flavonoïdes
	B.pusillum	Flavonoïdes
	B.scorzonerifolium	Flavonoïdes
MINAEVA & al., 1969	B.aureum	Flavonoïdes
NAGASHI & TOMIMATSU, 1969	B.chinense (drogue à partir de...	Stérols
	B.falcatum	Itols
NAKABAYASHI & al., 1964	B.falcatum *var.* komarovii	Coumarines
NORIO & SHIBATA, 1966	B.falcatum	Triterpènes
NORIO & al., 1968	B.falcatum	Triterpènes
PEYRON & ROUBEAUD, 1970	B.fruticosum	Alcools, Monoterp.
PLOUVIER, 1967	B.montanum	Flavonoïdes
	B.ranunculoides *var.* gramineum	Flavonoïdes
RABATE, 1930	B.falcatum	Flavonoïdes
SHIBATA & al., 1965	B.falcatum	Triterpènes
SHIBATA & al., 1966	B.falcatum	Triterpènes
	B.longiradiatum	Triterpènes
	B.triradiatum	Triterpènes
SHIBATA & al., 1966a	B.falcatum	Triterpènes
SHIMAOKA & al., 1975	B.falcatum	Triterpènes
SOBOLOVSKAYA & al., 1967	B.bicaule	Flavonoïdes
	B.martjanovii	Flavonoïdes
	B.multinerve	Flavonoïdes
	B.pusillum	Flavonoïdes
	B.scorzonerifolium	Flavonoïdes
	B.triradiatum	Flavonoïdes
TAKEDA & al., 1953	B.falcatum	Stérols
TAKEDA & KUBOTA, 1958	B.falcatum	Stérols
TERUI & al., 1976	B.falcatum	Triterpènes
TOMIMATSU, 1969	B.longiradiatum	Sucres, Itols
TOMIMATSU & al., 1972	B.falcatum	Stérols, Cétones
TORI & al., 1976	B.falcatum	Triterpènes
TORI & al., 1976a	B.falcatum	Triterpènes
TROSHCHENKO & LIMASOVA, 1967	B.aureum B.multinerve	Itols, Alcools, Cétones, Stérols, Flavonoïdes
VALKONSKAYA, 1968	B.bicaule	Flavonoïdes
	B.multinerve	Flavonoïdes
	B.pusillum	Flavonoïdes
	B.scorzonerifolium	Flavonoïdes
	B.triradiatum	Flavonoïdes
VALUTSKAYA & MINAEVA, 1968	B.aureum	Flavonoïdes
WESSELY & VANG, 1939	B.falcatum	Itols
YAMASAKI & al., 1977	B.falcatum	Triterpènes
ZAPROMETOV & al., 1972	B.rotundifolium	Flavonoïdes

Catalogue des Substances

SUBSTANCE	SERIE	DISTRIBUTION CHEZ BUPLEURUM
6"-O-Acétyl saikosaponine a (43)	Triterpènes	17
23-O-Acétyl saikosaponine a (44)	id.	17
3"-O-Acétyl saikosaponine d (47)	id.	17
6"-O-Acétyl saikosaponine d (48)	id.	17
Angélicine (70)	Coumarines	17a
Anomaline (69)	id.	17
Bupleurol (25)	Monoterpènes	21
Caféique (acide) (63)	Acides cinnam.	21
Camphène (26)	Monoterpènes	21
Chlorogénique (acide) (65)	Acides cinnam.	1-5-6a-6b-6c-6d-17-19-21-23-24-25-26-27-28a-28b-30-33-36-37-40b-40c-41a-41b-43-44a-44b-45-51a-53-54-55-56-57.
ortho-Coumarique (acide) (62)	id.	6b-20a-20b-21-40c-41a 53-54
para-Cymène (27)	Monoterpènes	21
Déoxy-4 isodiphylline (72)	Lignanes	20
Dihydrocuminique (aldéhyde) (28)	Monoterpènes	21
Estragol (29)	id.	21
Falcarinone (18)	Acétyléniques	23-42
Férulique (acide) (64)	Acides cinnam.	5-6a-6b-6c-6d-10-18-21-26-30-33-44a-44b-45-47a-47b-51a-55-56-57
Formyl-3 triméthyl-2,4,4 cyclohexadiène-2,5 yl-1 (angélate de) (24)	Cyclohexadiènes	23
Formyl-3 triméthyl-4,4,6 cyclohexadiène-2,5 yl-1 (angélate de) (23)	id.	23
Glucose (1)	Sucres	32
Heptadéca (diène-2c,9c diyne-4,6) ol-1 (19)	Acétyléniques	32-40-49
Heptadéca (diène-8t,10t diyne-4,6) ol-1 (20)	id.	22-42
Heptadéca (triène-2t,8t,10t diyne-4,6) ol-1 (21)	id.	22-32-40-42-49
Heptadéca (triène-2t,8t,10t diyne-4,6) yl-1 (acétate de) (22)	id.	22-40-49
Hexacosanol-1 (5)	Alcool	7-32
Hexadéca (tétraène-6t,8t,12t, 14t yne-10) al-1 (16)	Acétyléniques	23
Hexadéca (tétraène-6t,8t,12t 14t yne-10) ol-1 (17)	id.	23
Isodiphylline (71)	Lignanes	20
Isoquercitrine (77)	Flavonoïdes	7-11-16-28-29-32-39 42-45-46-51
Isorhamnétine (75)	id.	1-3-5-6a-6b-6c-6d-7-8b-9-10-11-12-14-16-17-20a-25-27-28-28a-28b-29-31-32-33-36-38-39-40b-40c-42-44a-46-47a-47b-48-51-51a-53-54
Isoscopolétine (66)	Coumarines	20
Kaempférol (73)	Flavonoïdes	4-11-21-32-39
Kaempférol (rutinoside-3)(76)	id.	23
Limonène (30)	Monoterpènes	21
Linoléïque (acide)	Acide éthylén.	17
Longispinogénine (50)	Triterpènes	17
Myrcène (31)	Monoterpènes	21
Narcissine (79)	Flavonoïdes	1-3-5-6a-6b-6c-6d-7-8a-8b-9-10-11-12-14-15-16-17-18-19-20a-20b-21-23-24-25-26-27-28-28a-28b-29-30-31-32-33-35a-35b-36-37-38-39-40a-40b-40c-41a-41b-42-43-44a-44b-45-46-47a-47b-48-51-51a-53-54-56-57
Nonacosanone-10 = ginnone (6)	Cétone	7-17-21-32
β-Ocimène (32)	Monoterpènes	21-23
Pentadéca (diène-2c,9c diyne-4,6) al-1 (10)	Acétyléniques	22-32-40-49
Pentadéca (diène-2c,9c diyne-4,6) ol-1 (11)	id.	32-40-49
Pentadéca (diène-2c,9c diyne-4,6) yl-1 (acétate) (12)	id.	17
Pentadéca (triène-2t,8t,10t diyne-4,6) al-1 (13)	id.	32-40
Pentadéca (triène-2t,8t,10t diyne-4,6) ol-1 (14)	id.	32-40-49
Pentadéca (triène-2t,8t,10t diyne-4,6) yl-1 (acétate)(15)	id.	22-40-49
Pétrosélinidique (acide) (8)	Acide éthylén.	17
Pétrosélinique (acide) (9)	id.	17
β-Phellandrène (33)	Monoterpènes	21
β-Pinène (34)	id.	21
Quercétine (74)	Flavonoïdes	1-2-3-5-6a-6b-6c-6d-7-8a-8b-9-10-11-12-14-15-16-17-18-19-20a-20b-21-23-24-25-26-27-28-28a-28b-29-30-31-32-33-35a-35b-

SUBSTANCE	SERIE	DISTRIBUTION CHEZ BUPLEURUM
Quercétine (suite)		36-37-38-39-40b-40c-41a-41b-42-43-44a-44b-45-46-47a-47b-48-51-51a-52-53-54-55-56-57
Rhamnose (2)	Sucres	32
Ribitol (4)	Itols	6a-7-17-32
Rutine (78)	Flavonoïdes	1-2-3-4-5-6a-6b-6c-6d-7-8a-8b-9-10-11-12-14-15-16-17-18-19-20a-20b-21-23-24-25-26-27-28-28a-28b-29-30-31-32-33-35a-35b-36-37-38-39-40b-40c-41a-41b-42-43-44a-44b-45-47a-47b-48-50-51-51a-52-53-54-55-56-57
Saccharose (3)	Sucres	28
Saikogénine A (38)	Triterpènes	17-28-34-51
Saikogénine E (39)	id.	17-28-34-51
Saikogénine F (40)	id.	17-28-34-51
Saikogénine G (41)	id.	17
Saikosaponine a (42)	id.	17
Saikosaponine b_1 (52)	Triterpènes	17
Saikosaponine b_2 (53)	id.	17
Saikosaponine b_3 (54)	id.	17
Saikosaponine b_4 (55)	id.	17
Saikosaponine c (49)	id.	17
Saikosaponine d (46)	id.	17
Saikosaponine e (45)	id.	17
Saikosaponine f (51)	id.	17
Scoparone (68)	Coumarines	20
β-Sitostérol (59)	Stérols	17
α-Spinastérol (60)	id.	7-13-17-28-37-40c-43-45-47a-47b
α-Spinastéryl β-D-glucopyranoside (61)	id.	17
Δ_7-Stigmastênol (56)	id.	17
Δ_{22}-Stigmastênol (57)	id.	17
Stigmastêrol (58)	id.	17-21-26-27-28a-28b-33-41b-45-52-54-55-57
Terpinène-4 ol (35)	Monoterpènes	21
α-Terpinéol (36)	id.	21
Thujone (ou Thujol) (37)	id.	21
Triméthoxy-6,7,8 coumarine (68)	Coumarines	20

COMPOSITION CHIMIQUE DES TAXONS ETUDIES JUSQU'ICI DANS LE GENRE BUPLEURUM L. ET DANS QUELQUES GENRES VOISINS.

ESPECE	SERIE	SUBSTANCE	REFERENCE	ORGANE
GENRE BUPLEURUM				
B.aciphyllum Bark.- Webb & Berth. voir B.salicifolium Soland. *var.*aciphyllum.				
1 - B.acutifolium Boiss.	Ac.cinnamiques	Ac.chlorogénique (65)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	id.	Feuille
		Narcissine (79)	id	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
2 - B.affine Sadl.	Flavonoïdes	Quercétine (74)	CROWDEN & al.,1969	Feuille
		Rutine (78)	BANDYUKOVA,1972	Feuille
3 - B.album Maire	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
4 - B.angulosum L.	Flavonoïdes	Kaempférol (73)	CROWDEN & al.,1969	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
5 - B.antonii Maire	Ac.cinnamiques	Ac.férulique (64)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Ac.chlorogénique (65)	id.	Feuille
	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	id.	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
6 - B.atlanticum Murb.				
6a.*subsp.*aiouense Cauwet & Carbonnier	Itols	Ribitol (4)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
	Ac.cinnamiques	Ac.férulique (64)	id.	Feuille
		Ac.chlorogénique (65)	id.	Feuille
	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	CAUWET & CARBONNIER,1976b	Feuille
			CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Narcissine (79)	CAUWET & CARBONNIER,1976b	Feuille
			CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Quercétine (74)	CAUWET & CARBONNIER,1976b	Feuille
			CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Rutine (78)	CAUWET & CARBONNIER,1976b	Feuille
			CAUWET-MARC,1976	Feuille
6b.*subsp.*algeriense Cauwet & Carbonnier	Ac.cinnamiques	Ac.o-coumarique (62)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Ac.férulique (64)	id.	Feuille
		Ac.chlorogénique (65)	id.	Feuille
	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	CAUWET & CARBONNIER,1976b	Feuille
			CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
6c.*subsp.*atlanticum	Ac.cinnamiques	Ac.férulique (64)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Ac.chlorogénique (65)	id.	Feuille
	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	CAUWET & CARBONNIER,1976b	Feuille
			CAUWET-MARC,1976	
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
6d.*subsp.*mairei (Panel. & Vindt) Cauwet & Carbonnier comb.nov.	Ac.cinnamiques	Ac.férulique (64)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Ac.chlorogénique (65)	id.	Feuille
	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	CAUWET & CARBONNIER,1976a,b	Feuille
			CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Narcissine (79)	CAUWET & CARBONNIER,1976a,b	Feuille
			CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Quercétine (74)	CAUWET & CARBONNIER,1976a,b	Feuille
			CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Rutine (78)	CAUWET & CARBONNIER,1976a,b	Feuille
			CAUWET-MARC,1976	Feuille
7 - B.aureum Fisch.	Itols	Ribitol (4)	TROSHCHENKO & LIMASOVA,1967	Part.aérienne
	Alcools	Hexacosanol-1 (5)	id.	Part.aérienne
	Cétones	Nonacosanone-10 (6)	id.	Part.aérienne
	Flavonoïdes	Isoquercitrine (77)	MINAEVA & al.,1965	Fleur,fruit
		Isorhamnétine (75)	id.	Rac.,Feuille,Fleur,Fr.
			TROSHCHENKO & LIMASOVA,1967	Feuille
			KISSELIEVA & MINAEVA,1968	Feuille
			VALUTSKAYA & MINAEVA,1968	Feuille
			MINAEVA & al.,1969	Feuille
		Narcissine (79)	MINAEVA & al.,1965	Rac.,Feuille,Fleur,Fr.
			TROSCHENKO & LIMASOVA,1967	Feuille
			KISSELIEVA & MINAEVA,1968	Feuille
			VALUTSKAYA & MINAEVA,1968	Feuille
			MINAEVA & al.,1969	Feuille

ESPECE	SERIE	SUBSTANCE	REFERENCE	ORGANE
GENRE BUPLEURUM (suite)				
B.aureum (suite)	Flavonoïdes (suite)	Quercétine (74)	MINAEVA & al.,1965	Rac.,Feuille,Fleur,Fr.
			TROSHCHENKO & LIMASOVA,1967	Feuille
			KISSELIEVA & MINAEVA,1968	Feuille
			VALUTSKAYA & MINAEVA,1968	Feuille
			MINAEVA & al.,1969	Feuille
		Rutine (78)	D'YAKONOVA,1960	Feuille
			MINAEVA & al.,1965	Feuille,Fleur,Fruit
			TROSHCHENKO & LIMASOVA,1967	Feuille
			KISSELIEVA & MINAEVA,1968	Feuille
			VALUTSKAYA & MINAEVA,1968	Feuille
			MINAEVA & al.,1969	Feuille
8 - B.balansae Boiss.& Reut.				
8a.*var.*balansae	Flavonoïdes	Narcissine (79)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
8b.*var.*longiradiatum Faure & Maire	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
9 - B.barceloi Cosson	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
10 - B.benoistii Lit.& Maire	Ac.cinnamiques	Ac.férulique (64)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	id.	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
11 - B.bicaule Helm.	Flavonoïdes	Isoquercitrine (77)	MINAEVA & al.,1965	Tige,Feuille,Fleur,Fr.
			SOBOLOVSKAYA & al.,1967	Tige,Feuille,Fleur,Fr.
		Isorhamnétine (75)	MINAEVA & al.,1965	Tige,Feuille,Fleur
			SOBOLOVSKAYA & al.,1967	Tige,Feuille,Fleur
			VALKONSKAYA,1968	Racine
		Kaempférol (73)	id.	Racine
		Narcissine (79)	MINAEVA & al.,1965	Tige,Feuille,Fleur,Fr.
			SOBOLOVSKAYA & al.,1967	Tige,Feuille,Fleur,Fr.
		Quercétine (74)	MINAEVA & al.,1965	Rac.,Tige,Feuille,Fl.,Fr.
			SOBOLOVSKAYA & al.,1967	Rac.,Tige,Feuille,Fleur
			VALKONSKAYA,1968	Racine
		Rutine (78)	MINAEVA & al.,1965	Rac.,Tige,Feuille,Fl.,Fr.
			SOBOLOVSKAYA & al.,1967	Rac.,Tige,Feuille,Fl.,Fr.
12 - B.canescens Schousb.	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
13 - B.chinense Franch.	Stérols	α-Spinastérol (60)	NAGASHI & TOMIMATSU,1969	Drogue à partir de...
14 - B.dianthifolium Guss.	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	CROWDEN & al.,1969	Feuille
			CAUWET-MARC,1976	Feuille
15 - B.dumosum Coss.	Flavonoïdes	Narcissine (79)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
16 - B.euphorbioides Nakai	Flavonoïdes	Isoquercitrine (77)	GOROVOY & ULANOVA,1968	Feuille
		Isorhamnétine (75)	id.	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
17 - B.falcatum L.	Itols	Ribitol (4)	WESSELY & WANG,1939	Racine
			NAGASHI & TOMIMATSU, 1969	Racine
	Cétones	Nonacosanone-10 (6)	TOMIMATSU & al.,1972	Racine
	Ac.éthyléniques	Ac.linoléique (7)	KURONO & SAKAI,1953	Fruit
		Ac.pétrosélinidique (8)	id.	Fruit
		Ac.pétrosélinique (9)	id.	Fruit
	Polyines	Acétate de pentadéca (diène-2c, 9c diyne-4,6) yl-1 (12)	CHOI BYUNGKI,1975	Feuille

ESPECE	SERIE	SUBSTANCE	REFERENCE	ORGANE
B. falcatum (suite)	Triterpènes	Saikogénine A [1] (38)	KUBOTA & al., 1967	Racine
			SHIBATA & al., 1965, 66, 66a	Racine
		Saikogénine B [1,2]	KUBOTA & TONAMI, 1967	Racine
		Saikogénine C [1,2]	KUBOTA & al., 1967	Racine
		Saikogénine D [1,2]	id.	Racine
		Saikogénine E [1] (39)	NORIO & SHIBATA, 1966	Racine
			NORIO & al., 1968	Racine
			KUBOTA & HINOH, 1967	Racine
			ISHII & al., 1977	Racine
		Saikogénine F [1] (40)	KUBOTA & HINOH, 1966, 67, 68	Racine
		Saikogénine G [1] (41)	KUBOTA & HINOH, 1967	Racine
			NORIO & al., 1968	Racine
		Saikosaponine a (42)	TORI & al., 1976, 1976a	Racine
		Saikosaponine b_1 [4] (52)	SHIMAOKA & al., 1975	Racine
		Saikosaponine b_2 [4] (53)	id.	Racine
		Saikosaponine b_3 [4] (54)	id.	Racine
		b_4 [4] (55)	id.	Racine
		Saikosaponine c (49)	TORI & al., 1976, 1976a	Racine
		Saikosaponine d (46)	id.	Racine
		Saikosaponine e (45)	ISHII & al., 1977	Racine
		Saikosaponine f (51)	TORI & al., 1976, 1976a	Racine
		6"-O-acétylsaikosaponine a (43)	ISHII & al., 1977	Racine
		23-O-acétylsaikosaponine a (44)	id.	Racine
		6"-O-acétylsaikosaponine b_4 [3]	id.	Racine
		3"-O-acétylsaikosaponine d [4] (47)	id.	Racine
			YAMASAKI & al., 1977	Racine
		6"-O-acétylsaikosaponine d (48)	ISHII & al., 1977	Racine
		Longispinogénine (50)	KUBOTA & TONAMI, 1967	Racine
	Stérols	β-Sitostérol (59)	TOMIMATSU & al., 1972	Racine
		α-Spinastérol (60)	TAKEDA & al., 1953	Feuille
			TOMIMATSU & al., 1972	Racine
			CAUWET-MARC, 1976	Feuille
		α-Spinastéryl β-D glucopyranoside (61)	ISHII & al., 1977	Racine
		Δ_7-Stigmasténol (56)	TAKEDA & al., 1958	Racine
			TAKEDA & KUBOTA, 1958	Racine
		Δ_{22}-Stigmasténol (57)	TAKEDA & al., 1958	Racine
			TAKEDA & KUBOTA, 1958	Racine
		Stigmastérol (58)	TAKEDA & al., 1958	Racine
			TAKEDA & KUBOTA, 1958	Racine
			CAUWET-MARC, 1976	Feuille
	Ac. cinnamiques	Ac. chlorogénique (65)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
	Coumarines	(-) Anomaline (69)	BANERJI & al., 1977	-
	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	HÖRHAMMER & al., 1958	Feuille, Fleur
			CAUWET-MARC, 1976	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	HÖRHAMMER & al., 1958	Feuille, Fleur
			CAUWET-MARC, 1976	Feuille
		Rutine (78)	RABATE, 1930	Feuille, Fleur
			HORHAMMER & al., 1958	Feuille, Fleur
			CROWDEN & al., 1966	Feuille
			CAUWET-MARC, 1976	Feuille
17a. *var.* komarovii K.-Pol.	Coumarines	Angélicine (70)	NAKABAYASHI & al., 1964	Racine
18 - B. faurelii Maire	Ac. cinnamiques	Ac. férulique (64)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
	Flavonoïdes	Narcissine (79)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
19 - B. foliosum Salzm.	Ac. cinnamiques	Ac. chlorogénique (65)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
	Flavonoïdes	Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
20 - B. fruticescens L.	Coumarines	Isoscopolétine (66)	GONZALEZ & al., 1975	Part. aérienne
		Scoparone (67)	id.	Part. aérienne
		Triméthoxy-6,7,8 coumarine (68)	id.	Part. aérienne
	Lignanes	Isodyphilline (71)	id.	Part. aérienne
		Deoxyisodyphilline (72)	id.	Part. aérienne
20a. *var.* eliatus Lange	Ac. cinnamiques	Ac. o-coumarique (62)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	id.	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
20b. *var.* fruticescens	Ac. cinnamiques	Ac. o-coumarique (62)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
	Flavonoïdes	Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille

1 - Les saikogénines sont obtenues par hydrolyse des saikosides et n'existent pas à l'état libre dans la plante.

2 - Artefacts selon KUBOTA & HINOH, 1967.

3 - Artefacts selon SHIMAOKA & al., 1975

4 - Artefacts selon OTSUKA & al., 1978

ESPECE	SERIE	SUBSTANCE	REFERENCE	ORGANE
21 - B.fruticosum L.	Cétones	Nonacosanone-10 (6)	CAUWET-MARC, 1976	Fruit
	Monoterpènes	Bupleurol (25)	FRANCESCONI & SERNAGIOTTO, 1913	Plante entière
			PEYRON & ROUBEAUD, 1970	Fleur
		Camphène (26)	PEYRON & ROUBEAUD, 1970	Fleur
		Aldéhyde dihydrocuminique (28)	FRANCESCONI & SANNA, 1911	Plante entière
			FRANCESCONI & SERNAGIOTTO, 1916	Plante entière
		Estragol (29)	PEYRON & ROUBEAUD, 1970	Fleur
		Limonène (30)	id.	Fleur
		Myrcène (31)	id.	Fleur
		β-Ocimène (32)	id.	Fleur
		β-Phellandrène [1] (33)	cf. KARRER, 1958	-
		β-Pinène [1] (34)	PEYRON & ROUBEAUD, 1970	Fleur
		α-Terpinéol (36)	id.	Fleur
		Terpinène-4 ol (35)	id.	Fleur
		Thujone (37)	id.	Fleur
	Stérols	Stigmastérol (58)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
	Ac.cinnamiques	Ac.caféique (63)	BATE-SMITH, 1962	Feuille
		Ac.o-coumarinique (62)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
		Ac.férulique (64)	BATE-SMITH, 1962	Feuille
		Ac.chlorogénique (65)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
	Flavonoïdes	Kaempférol (73)	BATE-SMITH, 1962	Feuille
			CAUWET-MARC, 1976	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
22 - B.gerardii All.	Polyines	Heptadéca(diène-8t,10t diyne-4,6) ol-1 (20)	BOHLMANN, 1971	Racine
		Heptadéca(triène-2t,8t,10t diyne-4,6) ol-1 (21)	id.	Racine
			BOHLMANN & al., 1971	Racine
		Acétate d'heptadéca(triène-2t,8t, 10t diyne-4,6) yl-1 (22)	id.	Part.aérienne
		Pentadéca(diène-2c,9c diyne-4,6) al-1 (10)	id.	Racine
		Acétate de pentadéca (triène-2t, 8t,10t diyne-4,6) yl-1 (15)	id.	Part.aérienne
23 - B.gibraltaricum Lam.	Polyines	Falcarinone (18)	BOHLMANN & al., 1975	Racine
		Hexadéca(tétraène-6t,8t,12t,14t yne-10) al-1 (16)	id.	Part.aérienne
		Hexadéca(tétraène-6t,8t,12t,14t yne-10) ol-1 (17)	id.	Part.aérienne
	Cyclohexadiènes	Angélate de formyl-3 triméthyl-4, 4,6 cyclohexadiène-2,5 yl-1 (23)	id.	Part.aérienne
		Angélate de formyl-3 triméthyl-2, 4,4 cyclohexadiène-2,5 yl-1 (24)	id.	Part.aérienne
	Monoterpènes	cis-β-Ocimène (32)	id.	Part.aérienne
		trans-β-Ocimène (32)	id.	Part.aérienne
	Ac.cinnamiques	Ac.chlorogénique (65)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
	Flavonoïdes	Rutinoside-3 kaempférol (76)	CROWDEN & al., 1969	Feuille
		Narcissine (79)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
24 - B.handiense (Bolle) Sünd	Ac.cinnamiques	Ac.chlorogénique (65)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
	Flavonoïdes	Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
25 - B.komarovianum Lincz.	Ac.cinnamiques	Ac.chlorogénique (65)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	id.	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
26 - B.lateriflorum Coss.	Stérols	Stigmastérol (58)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
	Ac.cinnamiques	Ac.chlorogénique (65)	id.	Feuille
		Ac.férulique (64)	id.	Feuille
	Flavonoïdes	Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
27 - B.longicaule Wall.	Stérols	Stigmastérol (58)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
	Ac.cinnamiques	Ac.chlorogénique (65)	id.	Feuille
	Flavonoïdes	Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille

1 - Le β-phellandrène est présent dans les populations provenant de Sardaigne ; il est remplacé par le β-pinène dans les populations provençales (PEYRON & ROUBEAUD, 1970).

ESPECE	SERIE	SUBSTANCE	REFERENCE	ORGANE
28 - B.longiradiatum Turcz.	Sucres	Saccharose (3)	TOMIMATSU, 1969	Racine
	Stérols	α-Spinastérol (60)	id.	Racine
	Triterpènes	Saikogénine A (38)	SHIBATA & al., 1966	Racine
		Saikogénine E (39)	id.	Racine
		Saikogénine F (40)	id.	Racine
	Flavonoïdes	Isoquercitrine (77)	GOROVOY & ULANOVA, 1968	Feuille
		Isorhamnétine (75)	id.	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
28a. *var.* breviradiatum Schmidt	Stérols	Stigmastérol (58)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
	Ac.cinnamiques	Ac.chlorogénique (65)	id.	Feuille
	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	id.	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
28b. *var.* longiradiatum	Stérols	α-Spinastérol (60)	id.	Feuille
		Stigmastérol (58)	id.	Feuille
	Ac.cinnamiques	Ac.chlorogénique (65)	id.	Feuille
	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	id.	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
29 - B.martjanovii Krylov	Flavonoïdes	Isoquercitrine (77)	SOBOLOVSKAYA & al., 1967	Tige, Fleur, Fruit
		Isorhamnétine (75)	id.	Racine, Feuille
		Narcissine (79)	id.	Tige, Fleur, Fruit
		Quercétine (74)	id.	Racine, Feuille
		Rutine (78)	id.	Racine, Feuille
30 - B.mesatlanticum Maire	Ac.cinnamiques	Ac.chlorogénique (65)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
		Ac.férulique (64)	id.	Feuille
	Flavonoïdes	Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
31 - B.montanum Coss.	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	PLOUVIER, 1967	Feuille
			CAUWET-MARC, 1976	Feuille
32 - B.multinerve DC.	Sucres	Glucose (1)	MINAEVA & VALKONSKAYA, 1964	-
		Rhamnose (2)	id.	-
	Itols	Ribitol (4)	TROSHCHENKO & LIMASOVA, 1967	-
	Alcools	Hexacosanol-1 (5)	id.	-
	Cétones	Nonacosanone-10 (6)	id.	-
	Polyines	Heptadéca (diène-2c,9c diyne-4,6) ol-1 (19)	BOHLMANN & al., 1971	Racine
		Heptadéca (triène-2t,8t,10t diyne-4,6) ol-1 (21)	id.	Racine
		Pentadéca (diène-2c,9c diyne-4,6) al-1 (10)	id.	Racine
		Pentadéca (diène-2c,9c diyne-4,6) ol-1 (11)	id.	Racine
		Pentadéca (triène-2t,8t,10t diyne-4,6) al-1 (13)	id.	Racine
		Pentadéca (triène-2t,8t,10t diyne-4,6) ol-1 (14)	id.	Racine
	Flavonoïdes	Isoquercitrine (77)	MINAEVA & VALKONSKAYA, 1964	Part.aérienne, Fleur
			MINAEVA & al., 1965	Rac., Tige, Feuille, Fl., Fr.
			SOBOLOVSKAYA & al., 1967	Rac., Tige, Feuille, Fl., Fr.
			VALKONSKAYA, 1968	Part.aérienne, Fleur
		Isorhamnétine (75)	MINAEVA & VALKONSKAYA, 1964	Part.aérienne
			MINAEVA & al., 1965	Rac., Tige, Feuille, Fl., Fr.
			SOBOLOVSKAYA & al., 1967	Rac., Tige, Feuille, Fleur
			VALKONSKAYA, 1968	Part.aérienne
		Kaempférol (73)	MINAEVA & VALKONSKAYA, 1964	Part.aérienne
			MINAEVA & al., 1965	Part.aérienne
			VALKONSKAYA, 1968	Part.aérienne
		Narcissine (79)	MINAEVA & VALKONSKAYA, 1964	Part.aérienne
			MINAEVA & al., 1965	Rac., Tige, Feuille, Fl., Fr.
			SOBOLOVSKAYA & al., 1967	Tige, Feuille, Fleur, Fruit
			VALKONSKAYA, 1968	Part.aérienne
		Quercétine (74)	MINAEVA & VALKONSKAYA, 1964	Part.aérienne
			MINAEVA & al., 1965	Rac., Tige, Feuille, Fl., Fr.
			SOBOLOVSKAYA & al, 1967	Rac., Tige, Feuille, Fleur
		Rutine (78)	MINAEVA & VALKONSKAYA, 1964	Part.aérienne, Fleur
			MINAEVA & al., 1965	Fleur
			SOBOLOVSKAYA & al., 1967	Tige, Feuille, Fleur, Fruit
			VALKONSKAYA, 1968	Part.aérienne, Fleur

ESPECE	SERIE	SUBSTANCE	REFERENCE	ORGANE
33 - B.mundtii Cham.& Schlecht.	Stérols	Stigmastérol (58)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
	Ac.cinnamiques	Ac.férulique (64)	id.	Feuille
		Ac.chlorogénique (65)	id.	Feuille
	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	id.	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
34 - B.nipponicum K.-Pol.	Triterpènes	Saikogénine A (38)	SHIBATA & al.,1966	Racine
		Saikogénine E (39)	id.	Racine
		Saikogénine F (40)	id.	Racine
35 - B.oligactis Boiss.				
35a.*var*.choulettei Pomel	Flavonoïdes	Narcissine (79)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
35b.*var*.oligactis	Flavonoïdes	Narcissine (79)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
36 - B.olympicum Boiss.	Ac.cinnamiques	Ac.chlorogénique (65)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	id.	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
37 - B.petiolare Lap.	Stérols	α-Spinastérol (60)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
	Ac.cinnamiques	Ac.chlorogénique (65)	id.	Feuille
	Flavonoïdes	Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
38 - B.plantagineum Desf.	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	FOURMENT & ROUZET,1960a,b	Feuille
			CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
39 - B.pusillum Krylov	Flavonoïdes	Isoquercitrine (77)	MINAEVA & VALKONSKAYA,1964	Tige,Feuille,Fleur,Fruit
			SOBOLOVSKAYA & al.,1967	Tige
			VALKONSKAYA,1968	Part.aérienne,Tige
		Isorhamnétine (75)	MINAEVA & al.,1965	Part.aérienne
			SOBOLOVSKAYA & al.,1967	Tige,Feuille,Fleur
			VALKONSKAYA,1968	Part.aérienne
		Kaempférol (73)	VALKONSKAYA,1968	Part.aérienne
		Narcissine (79)	MINAEVA & al.,1965	Tige,Feuille,Fleur,Fruit
			SOBOLOVSKAYA & al.,1967	Tige,Feuille,Fleur,Fruit
			VALKONSKAYA,1968	Part.aérienne
		Quercétine (74)	MINAEVA & al.,1965	Fleur
			SOBOLOVSKAYA & al.,1967	Racine,Tige,Feuille
			VALKONSKAYA,1968	Fruit
		Rutine (78)	MINAEVA & al.,1965	Rac.,Tige,Feuille,Fl.,Fr.
			SOBOLOVSKAYA & al.,1967	Racine,Tige,Feuille,Fleur
			VALKONSKAYA,1968	Rac.,Tige,Feuille,Fl.,Fr.
40 - B.ranunculoides L.	Polyines	Heptadéca (diène-2c,9c diyne-4,6) ol-1 (19)	BOHLMANN & al.,1971	Racine
		Heptadéca (triène-2t,8t,10t diyne-4,6) ol-1 (21)	id.	Racine
		Acétate d'heptadéca (triène-2t,8t,10t diyne-4,6) yl-1 (22)	id.	Partie aérienne
		Pentadéca (diène-2c,9c diyne-4,6) al-1 (10)	id.	Racine
		Pentadéca (diène-2c,9c diyne-4,6) ol-1 (12)	id.	Racine
		Pentadéca (triène-2t,8t,10t diyne-4,6) al-1 (13)	id.	Racine
		Pentadéca (triène-2t,8t,10t diyne-4,6) ol-1 (14)	id.	Racine
		Acétate de pentadéca (triène-2t,8t,10t diyne-4,6) yl-1 (15)	id.	Racine,Part.aérienne
40a.*var*.gramineum (Vill.) Lap.	Flavonoïdes	Narcissine (79)	PLOUVIER,1967	Tige,Feuille
40b.*var*.ranunculoides	Ac.cinnamiques	Ac.chlorogénique (65)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	id.	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
40c.*var*.telonense Godr.	Stérols	α-Spinastérol (60)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
	Ac.cinnamiques	Ac.o-coumarique (62)	id.	Feuille
		Ac.chlorogénique (65)	id.	Feuille
	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	id.	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille

ESPECE	SERIE	SUBSTANCE	REFERENCE	ORGANE
41 - B.rigidum L.				
41a.*subsp.* paniculatum Brot	Ac.cinnamiques	Ac.o-coumarique (62)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Ac.chlorogénique (65)	id.	Feuille
	Flavonoïdes	Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
41b.*subsp.* rigidum	Stérols	Stigmastérol (58)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
	Ac.cinnamiques	Ac.chlorogénique (65)	id.	Feuille
	Flavonoïdes	Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
42 B.rotundifolium L.	Polyines	Falcarinone (18)	BOHLMANN & al.,1961	Racine
		Heptadéca (diène-8t,10t diyne-4,6) ol-1 (20)	BOHLMANN,1971	-
		Heptadéca (triène-2t,8t,10t diyne-4,6) ol-1 (21)	id.	-
	Flavonoïdes	Isoquercitrine (77)	ZAPROMETOV & al.,1972	Tige,Feuille
		Isorhamnétine (75)	id.	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Tige,Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Glucoside de quercétine ?	id.	Hypocotyle
		Rutine (78)	id.	Racine,Tige,Feuille
43 - B.sacchalinense Fr.-Sm.	Stérols	α-Spinastérol (60)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
	Ac.cinnamiques	Ac.chlorogénique (65)	id.	Feuille
	Flavonoïdes	Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
44 - B.salicifolium Soland.				
44a.*var.* aciphyllum (Bark.-Webb & Berth.)Cauwet	Ac.cinnamiques	Ac.chlorogénique (65)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Ac.férulique (64)	id.	Feuille
	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	HARBORNE & WILLIAMS,1972	Fruit
		Narcissine (79)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	HARBORNE & WILLIAMS,1972	Fruit
			CAUWET-MARC,1976	Feuille
44b.*var.*salicifolium	Ac.cinnamiques	Ac.chlorogénique (65)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Ac.férulique (64)	id.	Feuille
	Flavonoïdes	Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
45 - B.scorzonerifolium Willd.	Stérols	α-Spinastérol (60)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Stigmastérol (58)	id.	Feuille
	Ac.cinnamiques	Ac.férulique (64)	id.	Feuille
		Ac.chlorogénique (65)	id.	Feuille
	Flavonoïdes	Isoquercitrine (77)	MINAEVA & al.,1965	Tige,Feuille,Fleur
			SOBOLOVSKAYA & al.,1967	Tige,Feuille,Fleur,Fruit
			VALKONSKAYA,1968	Tige,Feuille,Fleur
			GOROVOY & ULANOVA,1968	Tige,Feuille,Fleur
		Isorhamnétine (75)	MINAEVA & al.,1965	Tige,Feuille,Fleur
			SOBOLOVSKAYA & al.,1967	Tige,Feuille,Fleur
			VALKONSKAYA,1968	Tige,Feuille,Fleur
			GOROVOY & ULANOVA,1968	Tige,Feuille,Fleur
			CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Narcissine (79)	MINAEVA & al.,1965	Racine,Tige,Feuille,Fleur
			SOBOLOVSKAYA & al.,1967	Tige,Feuille,Fleur
			VALKONSKAYA,1968	Racine,Tige,Feuille,Fleur
			GOROVOY & ULANOVA,1968	Racine,Tige,Feuille,Fleur
			CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Quercétine (74)	MINAEVA & al.,1965	Racine,Tige,Feuille,Fleur
			SOBOLOVSKAYA & al.,1967	Racine,Tige,Feuille,Fleur
			VALKONSKAYA,1968	Racine,Tige,Feuille,Fleur
			GOROVOY & ULANOVA,1968	Racine,Tige,Feuille,Fleur
			CAUWET-MARC,1976	Feuille
		Rutine (78)	MINAEVA & al.,1965	Tige,Feuille,Fleur
			SOBOLOVSKAYA & al.,1967	Tige,Feuille,Fleur,Fruit
			VALKONSKAYA,1968	Tige,Feuille,Fleur
			GOROVOY & ULANOVA,1968	Tige,Feuille,Fleur
			CAUWET-MARC,1976	Feuille
45a.*var.*stenophyllum Rouy cf.B.falcatum				
46 - B.sibiricum West	Flavonoïdes	Isoquercitrine (77)	GOROVOY & ULANOVA,1968	Feuille
		Isorhamnétine (75)	id.	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
47 - B.spinosum Gouan				
47a.*var.*mauritanicum Cauwet	Stérols	α-Spinastérol (60)	CAUWET-MARC,1976	Feuille
	Ac.cinnamiques	Ac.férulique (64)	id.	Feuille

ESPECE	SERIE	SUBSTANCE	REFERENCE	ORGANE
47a. B.spinosum Gouan *var.*mauritanicum (suite)	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
47b.*var.*spinosum	Stérols	α-Spinastérol (60)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
	Ac.cinnamiques	Ac.férulique (64)	id.	Feuille
	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	id.	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
48 - B.subspinosum Maire & Weiller	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
49 - B.tenuissimum L.	Polyines	Heptadéca (diène-2c,9c diyne-4,6) ol-1 (19)	BOHLMANN & al., 1971	Racine
		Heptadéca (triène-2t,8t,10t diyne-4,6) ol-1 (21)	id.	Racine
		Acétate d'heptadéca (triène-2t,8t, 10t diyne-4,6) yl-1 (22)	id.	Partie aérienne
		Pentadéca (diène-2c,9c diyne-4,6) al-1 (10)	id.	Racine
		Pentadéca (diène-2c,9c diyne-4,6) ol-1 (11)	id.	Racine
		Pentadéca (triène-2t,8t,10t diyne-4,6) ol-1 (14)	id.	Racine, Part.aérienne
		Acétate de pentadéca (triène-2t, 8t,10t diyne-4,6) yl-1 (15)	id.	Partie aérienne
50 - B.tschimganicum Freyn.	Flavonoïdes	Rutine (78)	ARTEM'VA & NIKONOV, 1971	Feuille
51 - B.triradiatum Adams	Triterpènes	Saikogénine A (38)	SHIBATA & al., 1966	Racine
		Saikogénine E (39)	id.	Racine
		Saikogénine F (40)	id.	Racine
	Flavonoïdes	Isoquercitrine (77)	SOBOLOVSKAYA & al., 1967 VALKONSKAYA, 1968	Tige, Feuille, Fleur, Fruit Partie aérienne
		Isorhamnétine (75)	SOBOLOVSKAYA & al., 1967 VALKONSKAYA, 1968	Racine, Tige, Feuille, Fleur Racine, Part.aérienne
		Narcissine (79)	SOBOLOVSKAYA & al., 1967 VALKONSKAYA, 1968	Tige, Feuille, Fleur Partie aérienne
		Quercétine (74)	SOBOLOVSKAYA & al., 1967 VALKONSKAYA, 1968	Racine, Tige, Feuille, Fleur Racine, Part.aérienne
		Rutine (78)	SOBOLOVSKAYA & al., 1967 VALKONSKAYA, 1968	Rac., Tige, Feuille, Fleur, F. Racine
51a.*var.*triradiatum Rupr.	Ac.cinnamiques	Ac.férulique (64)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
		Ac.chlorogénique (65)	id.	Feuille
	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	id.	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
GENRE HERMAS				
52 - H.quinquedentata L.fils	Stérols	Stigmastérol (58)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
	Flavonoïdes	Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
GENRE HETEROMORPHA				
53 - H.glauca Engl.	Ac.cinnamiques	Ac.o-coumarique (62)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
		Ac.chlorogénique (65)	id.	Feuille
	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	id.	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
54 - H.trifoliata Zckl. & Zeyh.	Stérols	Stigmastérol (58)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
	Ac.cinnamiques	Ac.o-coumarique (62)	id.	Feuille
		Ac.chlorogénique (65)	id.	Feuille
	Flavonoïdes	Isorhamnétine (75)	id.	Feuille
		Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille

ESPECE	SERIE	SUBSTANCE	REFERENCE	ORGANE
GENRE NIRARATHAMNUS				
55 - N.asarifolius Balf.	Stérols	Stigmastérol (58)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
	Ac.cinnamiques	Ac.férulique (64)	id.	Feuille
		Ac.chlorogénique (65)	id.	Feuille
	Flavonoïdes	Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
GENRE RHYTICARPUS				
56 - R.difformis Benth. & Hook.	Ac.cinnamiques	Ac.férulique (64)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
		Ac.chlorogénique (65)	id.	Feuille
	Flavonoïdes	Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille
57 - R.ecklonis Sond.	Stérols	Stigmastérol (58)	CAUWET-MARC, 1976	Feuille
	Ac.cinnamiques	Ac.férulique (64)	id.	Feuille
		Ac.chlorogénique (65)	id.	Feuille
	Flavonoïdes	Narcissine (79)	id.	Feuille
		Quercétine (74)	id.	Feuille
		Rutine (78)	id.	Feuille

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AKAHORI, A., K. KAGAWA et A. SHIMAOKA, 1975. — *Shoyakugaku Zasshi,* **29** : 99.

ANDERSON, R. J., et R. L. SHRINER, 1926. — *J. Amer. chem. Soc.,* **48** : 2976.

ARTEM'EVA, M. V., et G. K. NIKONOV, 1971. — *Khim. Prir. soedin.,* nº 5 : 666.

ATTREE, G. F., et A. G. PERKIN, 1927. — *J. chem. Soc.,* **131** : 234.

AVERY, J., W. N. HAWORTH, et E. L. HIRST, 1927. — *J. chem. Soc.,* **131** : 238.

BANDYUKOVA, V. A., 1972. — *Rastit. Res.,* **8** : 436.

BANERJI, J., R. N. REJ, et K. L. HANDA, 1977. — *Indian J. chem.,* **15** : 293.

BARTON, D. H. R., et C. J. W. BROOKS, 1950. — *J. Amer. chem. Soc.,* **72** : 1633.

BASSIRI, T., 1956. — *Parfums, Cosmét., Savons,* **123** : 17.

BATE-SMITH, E. C., 1962. — *J. Linn. Soc.* (Bot.), **58** : 95.

— 1968. — *J. Linn. Soc.* (Bot.), **60** : 325.

BERNSTEIN, S., et E. S. WALLIS, 1937. — *J. org. Chem.,* **2** : 341.

BERTHELOT, M., 1859. — *Ann. Chem.,* **110** : 367.

BOHLMANN, F., 1971. — *In* : V. H. HEYWOOD, The Biology and Chemistry of the Umbelliferae. Academic Press Ed. London. Suppl. I, Bot., *J. Linn. Soc.,* **64** : 279.

BOHLMANN, F., C. ARNDT, H. BORNOWSKI, et K. M. KLEINE, 1961. — *Chem. Ber.,* **94** : 958.

BOHLMANN, F., et K. M. RODE, 1968. — *Chem. Ber.,* **101** : 525.

BOHLMANN, F., C. ZDERO, 1971. — *Chem. Ber.,* **104** : 961.

BOHLMANN, F., C. ZDERO, et M. GRENZ, 1975. — *Chem. Ber.,* **108** : 2822.

BOHLMANN, F., C. ZDERO, et W. THEFELD, 1971. — *Chem. Ber.,* **104** : 2030.

BUCHNER, L. A., 1842. — *Ann. Chem.,* **42** : 226.

CARBONNIER, J., O. FATIANOFF et D. MOLHO, 1978. — Actes 2e Symp. internation. Ombellifères, Perpignan, 1977, A. M. CAUWET-MARC et J. CARBONNIER Éd. : 387.

CAUWET, A.-M., 1970. — Thèse Doct. 3e Cycle, Montpellier, 166 p.

— 1971. — The Biology and Chemistry of Umbelliferae. Suppl. I. Bot., *J. Linn. Soc.,* **64** : 257.

— 1976. — Thèse Doct., Perpignan, 848 p.

CAUWET, A.-M., et J. CARBONNIER, 1976*a*. — *Candollea,* **31** : 17.

CAUWET, A.-M., et J. CARBONNIER, 1976*b*. — *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.,* Alger, **66** : 5.

CAUWET-MARC, A.-M., et J. CARBONNIER, 1978. — *J. Agron. trop. Bot. appl.,* **35** (1) : 51-60.

CERCEAU-LARRIVAL, M.-T., 1962. — *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris,* sér. B (Bot.), **14** : 166 p.

CHARAUX, C., 1924. — *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris,* **178** : 1312.

CHOI BYUNGKI, 1975. — *Yakhak Hoe Chi,* **19** : 16.

COLLISON, D. L., et J. SMEDLEY-MACLEAN, 1931. — *Biochem. J.,* **25** : 606.

CROWDEN, R. K., J. B. HARBORNE, et V. H. HEYWOOD, 1969. — *Phytochemistry,* **8** : 1963.

DJERASSI, C., R. M. MAC DONALD et A. J. LEMIN, 1953. — *J. Amer. chem. Soc.,* **75** : 5940.

DJERASSI, C., L. E. GELLER, et A. J. LEMIN, 1954. — *J. Amer. chem. Soc.,* **76** : 4089.

DUMAS, M. J., 1833. — *Ann. Chem.,* **6** : 245.

D'YAKONOVA, L. N., 1960. — *Aptechn. Delo,* **9** : 12.

Fernholz, E., 1933. — *Ann. Chem.*, **507** : 128.

— 1934. — *Ann. Chem.*, **508** : 215.

Fernholz, E., et P. N. Chakravorty, 1934. — *Ber.*, **67** : 2021.

Fischer, E., 1891. — *Ber.*, **24** : 1836.

Fischer, E., et J. Tafel, 1888. — *Ber.*, **21** : 2173.

Fischer, H. O. L., et G. Dangshat, 1932. — *Ber.*, **65** : 1037.

Florja, V. N., 1969. — *Rastit. Res.*, **5** : 358.

Florja, V. N., et G. A. Kuznetsova, 1970. — *Rastit. Res.*, **6** : 571.

Fourment, P., et M. Rouzet, 1960*a*. — *Rev. gén. Bot.*, **67** : 250.

Fourment, P., et M. Rouzet, 1960*b*. — *Bull. Soc. Pharm. Alger*, **1** : 85.

Francesconi, L., et G. Sanna, 1911*a*. — *Gazz. chim. ital.*, **41** : 395.

Francesconi, L., et G. Sanna, 1911*b*. — *Gazz. chim. ital.*, **41** : 796.

Francesconi, L., et E. Sernagiotto, 1913. — *Gazz. chim. ital.*, **43** : 576.

Francesconi, L., et E. Sernagiotto, 1916. — *Gazz. chim. ital.*, **46** : 119.

Furukawa, S., 1932. — *Chem. ZentBl.*, **2** : 3901.

Gerhardt, C., et A. Cahours, 1841. — *Ann. Chem.*, **38** : 67.

Gladkikh, A. S., I. A. Gubanov, et A. A. Mescheryakov, 1965. — *Izv. Akad. Nauk turkmen. SSR*, Ser. Biol. Nauk, **22** : 35.

Goldsobel, G., 1910. — *Chem. ZentBl.*, **1** : 1231.

Gonzalez, A. G., R. J. Cardona, H. Lopez, J. M. Medina, et F. Rodriguez-Luis, 1976. — *Revta R. Acad. Cienc.*, **70** : 109.

Gonzalez, A. G., J. M. Trujillo, R. Estevez, et J. P. Perez, 1975. — *An. Quím.*, Madrid, **71** : 109.

Gorovoy, P. G., 1966. — Les Ombellifères (famille *Umbelliferae* Moris) du Primorié et du Préamourié. Revue systématique. Propagation géographique. Composition chimique qualitative (en russe). Éd. « Naouka », Moscou, 293 p.

Gorovoy, P. G., et K. P. Ulanova, 1968. — Congrès sur la question de la mise en valeur des ressources végétales d'U.R.S.S. (en russe), Comm. p. 57, Novosibirsk.

Gorovoy, P. G., et P. K. Ulanova, 1974. — *Rastit. Res.*, **10** : 244.

Gorovoy, P. G., P. K. Ulanova, et N. S. Pavlova, 1973. — *Izv. sib. Otdel. Akad. Nauk, SSSR*, Ser. Biol. Nauk, (1) : 131.

Grimaud, C., 1893. — *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **117** : 1089.

Harborne, J. B., 1971. — *In* : V. H. Heywood, The Biology and Chemistry of the Umbelliferae. Academic Press Ed. London. Suppl. I, Bot., *J. Linn. Soc.*, **64** : 293.

Harborne, J. B., et L. King, 1976. — *Biochem. System. Ecol.*, **4** : 111.

Harborne, J. B., et C. A. Williams, 1972. — *Phytochemistry*, **11** : 1741.

Hata, K., M. Kozawa, et Y. Ikeshiro, 1966. — *Chem. pharm. Bull., Tokyo*, **14** : 94.

Hegnauer, R., 1971. — *In* : V. H. Heywood, The Biology and Chemistry of Umbelliferae. Academic Press Ed. London. Suppl. I, Bot., *J. Linn. Soc.*, **64** : 267.

— 1973. — Chemotaxonomie der Pflanzen Umbelliferae, Vol. VI : 554-796, Birkhaüser Ed., Basel.

— 1978. — Actes 2e Symp. internation. Ombellifères, Perpignan, 1977 ; A.-M. Cauwet-Marc et J. Carbonnier Éd. : 335.

Herstein, F., et S. von Kostaneki, 1899. — *Ber.*, **32** : 318.

HEYL, F. W., E. C. WISSE, et J. H. SPEER, 1929. — *J. biol. Chem.*, **82** : 111.

HLASIWETZ, H., 1867. — *Ann. Chem.*, **142** : 219.

HLASIWETZ, H., et L. BARTH, 1866. — *Ann. Chem.*, **138** : 61.

HLASIWETZ, H., et L. PFAUNDLER, 1863. — *Ann. Chem.*, **127** : 362.

HÖRHAMMER, L., H. WAGNER, et H. GOTZ, 1958. — *Arch. Pharm.*, **291** : 44.

HUKUTI, G., 1939. — *J. pharm. Soc. Japan*, **59** : 258.

ICE, C. H., et S. H. WENDER, 1952. — *J. Amer. chem. Soc.*, **74** : 4606.

IDLER, D. R., A. A. KANDUTSCH, et C. A. BAUMANN, 1953. — *J. Amer. chem. Soc.*, **75** : 4325.

ISHII, H., S. SEO, K. TORI, T. TOZYO, et Y. YOSHIMURA, 1977. — *Tetrahedron Lett.*, (14) : 1227.

ITO, M., K. NISHIMOTO, S. NATORI, et N. IKEKAWA, 1964. — *Shoyakugaku Zasshi*, **18** : 16.

KARRER, W., 1958. — Konstitution und Vorkommen der organischen Pflanzenstoffe (exclusive Alkaloïde), Birkhäuser Verlag, Basel und Stuttgart, 1207 p.

KAWAMURA, J., 1928. — *Chem. ZentBl.*, **2** : 2255.

KIM LI GYUN, et DONG BOM CHU, 1975. — Choson Minjujuvi Inmin Konghwaguk Kwahagwonx Tongbo, **23** : 287.

KISSELIEVA, A. V., et V. G. MINAEVA, 1968. — Congrès sur la question de la mise en valeur des ressources végétales d'U.R.S.S. (en russe), Comm. p. 56, Novosibirsk.

KISSELIEVA, A. V., et V. G. MINAEVA, 1972. — *Fiziologiya Rast.*, **19** : 1252.

KISSELIEVA, A. V., et V. G. MINAEVA, 1974. — Kompleks Izuchenie polezn. Rast. Sibiri : 162.

KISSELIEVA, A. V., et V. G. MINAEVA, 1976. — Aktual Vopr. Bot. Resursoved Sib. : 174.

KISSELIEVA, A. V., V. G. MINAEVA, et G. N. GORBALEVA, 1971. — *Byull. glavn. bot. Sada*, **82** : 86.

KÖRNER, K., et A. BIGINELLI, 1891. — *Ber.*, **24** : 955.

KOSTANEKI, St., et J. TAMBOR, 1895. — *Ber.*, **28** : 2302.

KOTAKE, M., et H. ARAKAWA, 1956. — *Naturwissenschaften*, **43** : 327.

KUBOTA, T., et T. HASE, 1956. — *Nippon Kagaku Zasshi*, **77** : 1059.

KUBOTA, T., et H. HINOH, 1966. — *Tetrahedron Lett.*, (41) : 5045.

KUBOTA, T., et H. HINOH, 1967. — *Tetrahedron*, **24** : 675.

KUBOTA, T., et H. HINOH, 1968. — *Tetrahedron Lett.*, (3) : 303.

KUBOTA, T., et F. TONAMI, 1967. — *Tetrahedron*, **23** : 3353.

KUBOTA, T., F. TONAMI, et H. HINOH, 1967. — *Tetrahedron*, **23** : 3333.

KURONO, G., T. SAKAI, et T. ISHIDA, 1953. — *J. pharm. Soc. Japan*, **73** : 1209.

LEBLANC, F., 1845. — *Ann. Chem.*, **56** : 357.

LUMB, P. B., et J. C. SMITH, 1952. — *J. chem. Soc.* : 5032.

MARGGRAF, A. S., 1747. — Cf. KARRER, 1958, n° 654.

MERCK, E., 1893. — *Arch. Pharm.*, **231** : 129.

MINAEVA, V. G., 1974. — Kompleks Isuchenie polezn. Rast. Sibiri : 168.

MINAEVA, V. G., et A. V. KISSELIEVA, 1971. — Fenol'yne soedin. I. Kh. Fiziol. Sroistra, Mater. Vses. Simp. Fenol'nym Soedin., 2e Ed., Ed. Klyshev L. K. « Nauka », Kaz S.S.S.R., Alma-Ata U.S.S.R., 1973 : 58.

MINAEVA, V. G., K. A. SOBOLOVSKAYA, T. A. VALKONSKAY, M. P. MALYK, et I. V. ASHIKHMINA, 1969. — *Prom. Obraztsy Torvanye Znaki*, **96** : 72.

MINAEVA, V. G., et T. A. VALKONSKAYA, 1964. — *Bull. Acad. Sci. URSS*, **154** : 956.

MINAEVA, V. G., et T. A. VALKONSKAYA, 1970. — *Rastit. Res.*, **6** : 107.

MINAEVA, V. G., T. A. VALKONSKAYA et A. G. VALUTSKAYA, 1965. — *Rastit. Res.*, **1** : 233.

MINAEVA, V. G., T. A. VALKONSKAYA, et A. G. VALUTSKAYA, 1968. — Fenol'yne soedin. I. Kh. Biol. Funkts. Mater. Vses. Simp. : 180.

NAGASHI, K., et T. TOMIMATSU, 1969. — *Shoykugaten Zasshi*, **23** : 96.

NAKABAYASHI, T., I. KUBO, et M. YOSHIMOTO, 1964. — *Nippon kagaku Zasshi*, **85** : 558.

NAKANO, T., S. TERAO, Y. SAEKI, et K. D. JIN, 1966. — *J. chem. Soc.*, Sect. C : 1805.

NIELSEN, B. E., 1971. — *In* : V. H. HEYWOOD, The Biology and Chemistry of the Umbelliferae. Academic Press Ed. London. Suppl. I, Bot., *J. Linn. Soc.*, **64** : 325.

NORIO, A., H. FUJIMOTO, et S. SHIBATA, 1968. — *Chem pharm. Bull., Tokyo*, **16** : 641.

NORIO, A., et S. SHIBATA, 1966. — *Tetrahedron Lett.*, (39) : 4721.

OTSUKA, H., S. KOBAYASHI, et S. SHIBATA, 1978. — *Planta med.*, **33** : 152.

PARIHAR, B. B., et S. DUTT, 1947. — *Proc. Indian Acad. Sci.*, **25**A : 153.

PERKIN, A. G., 1909. — *J. chem. Soc.*, **95** : 2181.

PERKIN, A. G., et J. J. HUMMEL, 1896. — *J. chem. Soc.*, **69** : 1566.

PERKIN, A. G., et J. A. PILGRIN, 1898. — *J. chem. Soc.*, **73** : 267.

PERKIN, A. G., et E. J. WILKINSON, 1902. — *J. chem. Soc.*, **81** : 585.

PESCI, L., 1886. — *Ber.*, **19** : 874.

PEYRON, L., et M. ROUBEAUD, 1970. — *Plant. med. Phytotherap.*, **4** : 172.

PIPER, St. H., A. C. CHIBNALL, S. J. HOPKINS, A. POLLARD, J. A. B. SMITH, et E. F. WILLIAMS, 1932. — *Biochem. J.*, **25** : 2072.

PLOUVIER, V., 1967. — *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **264** : 145.

— 1978. — Actes 2e Symp. internation. Ombellifères, Perpignan, 1977, A.-M. CAUWET-MARC et J. CARBONNIER Éd. : 535.

POWER, P. B., et C. KLEBER, 1895. — Cf. KARRER, 1958, nº 32.

RABATE, J., 1930. — *Bull. Soc. Chim. biol.*, **12** : 934.

RIGAUD, A., 1854. — *Ann. Chem.*, **90** : 283.

ROBERTS, O. D., 1921. — *Chem. ZentBl.*, **3** : 1127.

ROCHLEDER, F., 1846. — *Ann. Chem.*, **59** : 300.

SACC, F., 1844. — *Ann. Chem.*, **51** : 213.

SEMMLER, F. W., 1900. — *Ber.*, **33** : 275.

SHIBATA, S., I. KITAGAWA, et H. FUJIMOTO, 1965. — *Tetrahedron Lett.*, (42) : 3783.

SHIBATA, S., I. KITAGAWA, R. TAKAHASHI, et H. FUJIMOTO, 1966. — *Yakugaku Zasshi*, **86** : 1132.

SHIBATA, S., I. KITAGAWA, R. TAKAHASHI, et H. FUJIMOTO, 1966*a*. — *Chem. pharm. Bull., Tokyo*, **14** : 1023.

SHIBATA, M., R. YOSHIDA, S. MOTOHASHI, et M. FUKUSHIMA, 1973. — *Yakugaku Zasshi*, **93** : 1660.

SHIMAOKA, A., S. SEO, et H. MINATO, 1975. — *J. chem. Soc. Perkin Trans. I*, (20) : 2043.

SIMONSEN, J. L., 1924. — *Chem ZentBl.*, **1** : 1282.

SINGH, G., G. V. NAIR, et K. P. AGGARWAL, 1954. — *Chem. & Ind. London* : 1294.

SMITH, F. L., et A. P. WEST, 1927. — *Chem. ZentBl.*, **2** : 2239.

SOBOLOVSKAYA, K. A., et V. G. MINAEVA, 1961. — *Izv. sib. Otdel. Akad. Nauk SSSR*, **4** : 68.

SOBOLOVSKAYA, K. A., T. A. VALKONSKAYA, et V. G. MINAEVA, 1967. — *Polez. Rast. Prir. Flory Sib.* : 92.

SPATH, E., et O. PESTA, 1934. — *Ber.*, **67**B : 853.

STEIN, W., 1862. — *J. prakt. Chem.*, **85** : 351.

TAKEDA, K., 1973. — *Taiska*, **10** : 676.

TAKEDA, K., K. HAMAMOTO, et T. KUBOTA, 1953. — *J. pharm. Soc. Japan*, **73** : 272.

TAKEDA, K., et T. KUBOTA, 1958. — *Chem. pharm. Bull., Tokyo*, **6** : 536.

TAKEDA, K., T. KUBOTA, et Y. MATSUI, 1958. — *Chem. pharm. Bull., Tokyo*, **6** : 437.

TERUI, Y., K. TORI, et N. TSUJI, 1976. — *Tetrahedron Lett.*, (8) : 621.

TILDEN, W. A., 1878. — *J. chem. Soc.*, **33** : 248.

TOMIMATSU, T., 1969. — *Yakugaku Zasshi*, **89** : 589.

TOMIMATSU, T., M. MIYAWAKI, et K. MIZOBUCHI, 1972. — *Shoyakugaku Zasshi*, **26** : 64.

TORI, K., S. SEO, Y. YOSHIMURA, M. NAKAMURA, Y. TOMITA et H. ISHII, 1976. — *Tetrahedron Lett.*, (46) : 4167.

TORI, K., Y. YOSHIMURA, S. SEO, K. SAKURAWI, Y. TOMITA et H. ISHII, 1976*a*. — *Tetrahedron Lett.*, (46) : 4163.

TROSHCHENKO, A. T., et T. I. LIMASOVA, 1967. — *Khim. Prir. Soedin.*, **3** : 145.

VALKONSKAYA, T. A., 1968. — Étude des flavonoïdes dans le genre *Bupleurum* L. en Sibérie occidentale (en russe). Exposé pour candidats à la licence, Tomsk. VALUTSKAYA A. G. et V. G. MINAEVA.

VALUTSKAYA, A. G., et V. G. MINAEVA, 1968. — Congrès sur la question de la mise en valeur des ressources végétales d'U.R.S.S. (en russe), Comm. p. 55, Novosibirsk.

VONGERICHTEN, E., et A. KÖHLER, 1909. — *Ber.*, **42** : 1638.

WAGNER, G., 1894. — *Ber.*, **27** : 1636.

WAGNER, G., et W. BRYKNER, 1900. — *Ber.*, **33** : 2121.

WALLACH, O., 1906. — *Ann. Chem.*, **350** : 141.

WEISS, V., 1842. — Cf. KARRER, nº 1536.

WESSELY F., et E. DEMMER, 1928. — *Ber.*, **61** : 1279.

WESSELY, F., et S. H. VANG, 1939. — *Monatsh. Chem.*, **72** : 168.

WINDAUS, A., et H. HAUTH, 1906. — *Ber.*, **39** : 4378.

YAMASAKI, K., R. KASAI, Y. MASAKI, M. OKIHARA, O. TANAKA, H. OSHIO, S. TAKAGI, M. YAMAKI, K. MASUDA, G. NONAKA, M. TSUBOI, et I. NISHIOKA, 1977. — *Tetrahedron Lett.*, (14) : 1231.

ZAPROMETOV, M. N., V. G. MINAEVA, et A. V. KISSELIEVA, 1972. — *Fiziologiya Rast.*, **19** : 724.

ZHANAEVA, T. A., V. G. MINAEVA, et M. N. ZAPROMETOV, 1978. — *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, **239** : 479.

ZWENGER, C., 1872. — *Ann. Chem. Pharm. Suppl.*, **8** : 23.

Manuscrit déposé le 9 mai 1979.

Achevé d'imprimer le 30 septembre 1979.

IMPRIMERIE NATIONALE

9 564 003 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle* 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., 42 (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

ISSN 0181-0634

QK1 P1565

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

MISSOURI BOTANICAL
JUN 17 1980
GARDEN LIBRARY

SECTION B

botanique

biologie et écologie
végétales
phytochimie

4e SERIE T. 1 1979 N° 4

Décembre 1979

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeurs : Prs E.-R. Brygoo et M. Vachon.

Comité de rédaction : MM. et Mmes M.-L. Bauchot, E.-R. Brygoo, J. Dorst, P. Dupérier, C. Dupuis, J. Fabriès, J.-C. Fischer, N. Hallé, J.-L. Hamel, S. Jovet, R. Laffitte, Y. Laissus, C. Lévi, D. Molho, C. Monniot, M. Vachon.

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle.* Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales — B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie — C : Sciences de la Terre, géologie et paléontologie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéro par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60.

— pour les **abonnements** et **achats** au **numéro,** au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 587-19-17.

Abonnements pour l'année 1979

Abonnement général : 640 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 490 F.
Section B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie : 100 F.
Section C : Sciences de la Terre, géologie et paléontologie : 310 F.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **1**, 1979, section B (Botanique, Biologie et Écologie végétales, **Phytochimie**), nº 4.

SOMMAIRE

A. Couté. — Cyanophycées planctoniques du bassin de la Seine 267

C. Cardinal. — Algues planctoniques du bassin de la Seine (à l'exception des Cyanophycées et des Diatomées) 285

J. Sevrin-Reyssac, M. C. Machado, M. L. Motta Schutze, S. Gaspar Bibas, I. Costa de Lima, C. Araujo Lima et C. P. Esteves. — Biomasse et production du phytoplancton de la baie de Guanabara (État de Rio de Janeiro, Brésil) et du secteur océanique adjacent. Variations de mai à juillet 1978 329

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **1**, 1979,
section B, n° 4 : 267-283.

Cyanophycées planctoniques du bassin de la Seine

par Alain Couté *

Résumé. — Dans ce travail, 55 Cyanophycées sont décrites de la Seine et de deux de ses affluents, la Marne et l'Yonne. Douze genres différents ont été déterminés : *Merismopedia* (4 sp.), *Microcystis* (5 sp.), *Aphanothece* (2 sp.), *Gloeocapsa* (1 sp.), *Chroococcus* (5 sp.), *Coelosphaerium* (1 sp.), *Gomphosphaeria* (1 sp.), *Aphanizomenon* (1 sp.), *Anabaena* (5 sp.), *Oscillatoria* (19 sp.), *Pseudanabaena* (4 sp.), *Lyngbya* (7 sp.). Une variété nouvelle est signalée.

Abstract. — 55 different Cyanophyceae have been collected in river Seine and two affluents Marne and Yonne. Twelve genera have been described : *Merismopedia* (4 sp.), *Microcystis* (5 sp.), *Aphanothece* (2 sp.), *Gloeocapsa* (1 sp.), *Chroococcus* (5 sp.), *Coelosphaerium* (1 sp.), *Gomphosphaeria* (1 sp.), *Aphanizomenon* (1 sp.), *Anabaena* (5 sp.), *Oscillatoria* (19 sp.), *Pseudanabaena* (4 sp.), *Lyngbya* (7 sp.). A new variety is proposed.

Cette étude a été réalisée sur l'ensemble du bassin de la Seine, en amont de Paris, les récoltes ayant été faites aussi bien dans la Seine que dans la Marne et l'Yonne. Quatorze stations ont été choisies :

— sept sur la Seine : Bar/Seine = S1, barrage Seine = S2, Villacerf = S3, Montereau/Seine = S4, Corbeil = S5, Orly = S6, Ivry = S7 ;

— cinq sur la Marne : Roche/Marne = M1, barrage Marne = M2, Frignicourt = M3, Meaux = M4, Saint-Maur = M5 ;

— deux sur l'Yonne : barrage Yonne = Y, Montereau Yonne = Y2.

La situation géographique de ces différentes localités est donnée sur la carte en annexe.

En rivière, les prélèvements, de cinq à dix litres, ont été concentrés par centrifugation et, après rejet de la plus grande partie du surnageant, fixés à la glutaraldéhyde à 2 %. Dans les lacs de barrage, les récoltes ont été réalisées au filet à planeton.

Cette étude s'étale sur une année entière, depuis juillet 1976 jusqu'à juillet 1977. Les mois et les années sont indiqués comme suit : janvier : Jr, février : F, mars : Ms, avril : Al, mai : M, juin : J, juillet : Jt, août : A, septembre : S, octobre : O, novembre : N, décembre : D, 1976 = 76 et 1977 = 77.

Pour chaque station, deux prélèvements mensuels ont été effectués, sur les rivières, par le personnel du Service de Contrôle des Eaux de la ville de Paris et, pour les lacs, par le personnel de la Société Lyonnaise des Eaux. Nous les remercions tous vivement pour leur

* *Laboratoire de Cryptogamie du Muséum national d'Histoire naturelle, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.* L.A. n° 257 (CNRS).

collaboration efficace. Nous adressons aussi nos vifs remerciements à l'Agence financière du Bassin Seine-Normandie qui a financé le contrat d'étude dans lequel s'intègre ce travail et qui concernait la recherche de la géosmine ainsi que des organismes qui sécrètent ce produit donnant un goût désagréable de vase à l'eau potable.

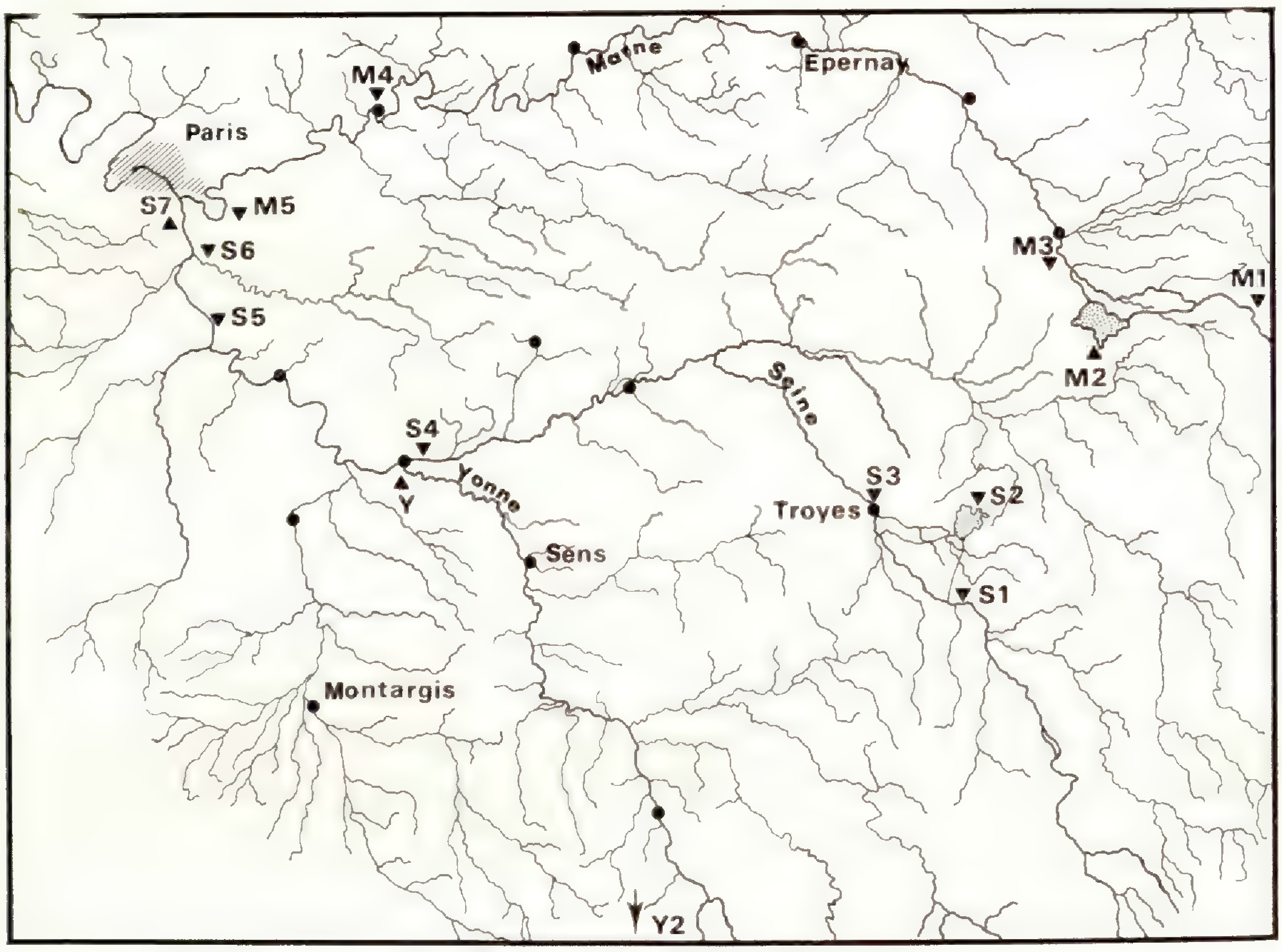


Fig. 1. — Carte simplifiée de la région où ont été effectués les prélèvements. Le barrage de Panessières (Y2), situé nettement plus au sud, n'est pas indiqué.

Ordre : CHROOCOCCALES

Famille : Chroococcaceae

Merismopedia Meyen

Merismopedia elegans A. Braun (pl. I, 1). — Cellules : l, 3-4 µm ; L, 5-6 µm. Cosmopolite.
S2 : A, 76.

Merismopedia glauca (Ehrbg.) Näg. (pl. I, 2). — Cellules : l, 2-3 µm ; L, 3-4 µm. Cosmopolite.
M2 : Jt, 76 — M5 : S, 76.

Merismopedia punctata Meyen (pl. I, 3). — Cellules : l, 1,5-2 µm ; L : 2-3 µm. Cosmopolite.
Y2 : S, O, 76 — M5 : N, 76.

Merismopedia tenuissima Lemm. (pl. I, 4). — Cellules : l, 1-1,5 µm ; L, 1,5-2 µm. Cosmopolite.
S1 : Jt, 76 — M1 : O,76 — M3 : Jt, 76 — Y2 : A, 76.

Microcystis Kützing

Microcystis aeruginosa Kützing (pl. I, 5). — Cellules : diamètre, 2-6 µm. Cosmopolite.
S1 : A, 76 — S2 : A, S, O, N, D, 76 ; Jt, 77 — S3 : A, 76 — S4 : A, 76 — S5 : A, S, O, N, 76 — S6 : S, N, 76 ; J, 77 — S7 : A, S, 76 — M2 : Jt, A, S, O, N, 76 ; M, J, 77 — M3 : A, 76 — Y : A, S, O, N, D, 76 ; Jr, F, M, J, 77.

Microcystis delicatissima (W. & G. S. West) Starmach (pl. I, 6) (= *Aphanocapsa delicatissima* W. & G. S. West). — Cellules : diamètre, 0,5-0,7 µm. Cosmopolite.
S2 : A, S, O, 76 — S3 : S, O, 76 ; Ms, 77 — S4 : Jt, A, O, 76 ; M, 77 — S5 : Jt, A, S, O, D, 76 ; Ms, 77 — S6 : S, O, 76 ; J, 77 — S7 : S, O, N, 76 ; Ms, 77 — M1 : S, O, 76 — M2 : Jt, O, 76 ; M, 77 — M3 : A, 76 ; J, 77 — M4 : A, S, O, N, 76 ; Ms, A1, 77 — M5 : A, O, N, 76 ; F, Ms, 77 — Y : A, S, N, 76 — Y2 : A, O, 76 ; Ms, Jt, 77.

Microcystis elachista var. *planctonica* (G. M. Smith) Elenkin (pl. I, 7) (= *Aphanocapsa elachista* var. *planctonica* G. M. Smith). — Cellules : diamètre, 1,5-2 µm. Cosmopolite.
S4 : S, 76 — S5 : A, S, O, N, 76 — S6 : A, S, O, D, 76 ; Ms, 77 — S7 : A, S, O, N, D, 76 ; Ms, 77 — M3 : Jt, 76 — M4 : A, 76 — M5 : A, 76 — Y2 : Jt, A, S, O, D, 76.

Microcystis incerta Lemm. emend. Starmach (pl. I, 8) (= *Microcystis pulverea* var. *incerta* (Lemm.) Crow). — Cellules : diamètre, 1 µm. Cosmopolite.
S1 : A, 76 — S2 : A, S, 76 — S3 : Jt, S, 76 — S4 : A, S, 76 — S5 : A, S, O, 76 ; F, 77 — S6 : A, S, O, D, 76 ; F, 77 — S7 : A, S, D, 76 ; Jr, F, Ms, 77 — M1 : Jt, A, S, O, N, 76 — M2 : Jt, A, O, 76 — M3 : Jt, A, 76 ; J, 77 — M4 : Jt, A, S, O, N, 76 ; Jr, F, 77 — M5 : Jt, A, S, N, D, 76 ; Jr, 77 — Y2 : Jt, A, S, O, 76 ; Al, M, 77.

Microcystis wesenbergii Komarek (pl. I, 9). — Cellules : diamètre, 4-7 µm. Cosmopolite.
S2 : A, S, 76 — S5 : A, D, 76 — S6 : A, S, 76 ; F, 77 — S7 : A, S, D, 76 — M2 : Jt, A, S, O, 76 — M3 : A, S, 76 — M4 : S, 76 — Y2 : S, 76.

Aphanothece Nägeli

Aphanothece castagnei (Bréb.) Rabenh. (pl. I, 10). — Cellules : l, 1-2 µm ; L, 2-2,5 µm. Nos échantillons ont des cellules un peu plus petites que le type (2-3,6 µm l / 4-8 µm L). Cosmopolite.
M1 : N, 76 — Y2 : Jr, 77.

Aphanothece nidulans P. Richter (pl. I, 11). — Cellules : l, 0,7-1 µm ; L, 1,5 µm. Nos échantillons ont des cellules plus courtes que le type (3,5 µm). Cosmopolite.
S3 : N, 76.

Gloeocapsa Kützing

Gloeocapsa kützingiana Näg. (pl. I, 12). — Cellules : l, 3-4,5 µm ; L, 4-6 µm. Cosmopolite.
M5 : J, 77.

Chroococcus Nägeli

Chroococcus limneticus Lemm. (pl. I, 13). — Cellules : diamètre, 5-7 µm. Cosmopolite.
S3 : N, 76 — S4 : A, 76 — S5 : A, S, O, 76 ; Jr, J, 77 — S6 : Jt, A, S, O, D, 76 — S7 : S, O, 76 — M2 : Jt, A, N, 76 — M4 : Jt, A, S, O, 76 — M5 : S, O, N, 76 — Y2 : A, S, 76.

Chroococcus limneticus var. *subsalsus* Lemm. (pl. II, 14). — Cellules : diamètre, 3-5 µm. Cosmopolite.
S5 : S, O, 76 — S6 : O, 76 — S7 : F, 77 — M2 : Jt, 76 — M4 : A, 76 — Y2 : A, O, N, 76.

Chroococcus minor (Kütz.) Näg. (pl. II, 15). — Cellules : diamètre, 3-4 µm. Cosmopolite.
S5 : S, 76.

Chroococcus minutus (Kütz.) Näg. (pl. II, 16). — Cellules : diamètre, 5-7 µm. Cosmopolite.
S6 : S, 76 — S7 : O, 76 — M4 : J, 77.

Chroococcus turgidus (Kütz.) Näg. (pl. II, 17). — Cellules : diamètre, 7-13 µm. Cosmopolite.
S2 : S, 76 — S5 : Jt, A, S, O, 76 — S6 : A, S, 76 — S7 : A, S, 76 — M1 : Jt, 76 — M2 : Jt, A, S, O, 76 ; J, 77 — M3 : A, 76 — M4 : S, O, N, D, 76 — M5 : Jt, A, S, 76 — Y2 : A, O, 76.

Coelosphaerium Nägeli

Coelosphaerium kützingianum Näg. (pl. II, 18). — Cellules : diamètre, 1,5-3 µm. Cosmopolite.
S2 : A, 76 — S7 : J, Jt, 77 — M3 : Jt, 76.

Gomphosphaeria Kützing

Gomphosphaeria nägeliana (Unger) Lemm. (pl. II, 19).
(= *Coelosphaerium nägelianum* Ung.). — Cellules : l, 2-3 µm ; L, 3,5-6 µm. Cosmopolite.

S2 : A, S, O, N, 76 — S3 : A, O, N, 76 — S4 : O, N, 76 — M2 : Jt, A, S, O, N, 76 ; J, 77 — M3 : A, O, 76 — M4 : Jr, 77 — Y : A, S, O, N, D, 76 ; Jr, F, Ms, M, J, Jt, 77.

Ordre : NOSTOCALES

Famille : Nostocaceae

Anabaena Bory de St Vincent

Anabaena bergii var. *limnetica* Couté et Preisig (pl. II, 21). — Cellules : l, 4-5 µm ; L, 3-6 µm. Cellules apicales : l, 3-4 µm ; L, 7,5-13 µm. Hétérocystes : l, 7 µm ; L, 7-9 µm. Akinètes : l, 11-13 µm ; L, 19-28 µm. Variété connue seulement de France et de Suisse.
S2 : A, S, 76 — M2 : S, 76.

Anabaena circinalis Rabenh. (pl. II, 22). — Cellules végétatives : l, 6-8,5 µm ; L, 7-10 µm. Hétérocystes : diamètre, 9-11 µm. Akinètes : l, 14-17 µm ; L, 23-29 µm. Cosmopolite.
S2 : A, O, 76 — Y : A, S, O, 76 ; Jt, 77 — Y2 : O, 76.

Anabaena flos aquae fo. *flos aquae* Bréb. (pl. III, 24). — Cellules végétatives : l, 4-6 µm ; L, 2,5-7 µm. Hétérocystes : diamètre, 9 µm. Akinètes : l, 10 µm ; L, 18-33 µm. Cosmopolite.
S2 : A, S, 76 — M2 : O, 76 — Y : A, S, O, 76 ; J, Jt, 77.

Anabaena flos aquae fo. *lemmermannii* (P. Richter) Canab. (pl. III, 23). — Cellules végétatives : l, 3,5-4 µm ; L, 5-8 µm. Hétérocystes : diamètre, 5-7 µm. Akinètes : l, 6-10 µm ; L, 15-24 µm. Cosmopolite.
Y : A, S, O, 76.

Anabaena solitaria Klebahn (pl. III, 25). — Cellules végétatives : l, 7-10 µm : L, 6-11 µm. Hétérocystes : diamètre, 10-12 µm. Akinètes : l, 14-18 µm ; L, 25-30 µm. Cosmopolite.
S2 : A, S, O, N, 76 — S4 : A, 76 — M2 : A, S, 76 — Y : S, 76.

Aphanizomenon Morren

Aphanizomenon flos aquae fo. *gracile* (Lemm.) Elenkin (pl. II, 20). — Cellules végétatives : l, 3-4 µm ; L, 2-5 µm. Cellules apicales : l, 1-1,5 µm ; L, 9-10 µm. Hétérocystes : l, 4,5-8 µm ; L, 8-11 µm. Akinètes : l, 6-8 µm ; L, 23-27 µm. Cosmopolite.
S4 : Jt, A, D, 76 — S5 : A, 76 — S6 : Jt, A, 76 — M2 : Jt, A, S, O, 76 — M3 : A, 76 ; Al, 77 — Y : A, S, O, 76 ; J, Jt, 77 — Y2 : S, 76.

Famille : Oscillatoriaceae

Oscillatoria Vaucher

Oscillatoria agardhii Gomont (pl. III, 26). — Cellules : l, 4-5 µm ; L, 2-4 µm. Cellules apicales : l, 2-3 µm ; L, 3 µm. Cosmopolite.

S2 : A, S, O, N, D, 76 ; F, Ms, M, J, Jt, 77 — S3 : A, O, N, D, 76 ; M, J, 77 — S4 : Jt, A, S, O, N, 76 ; Jt, 77 — S5 : O, 76 — S6 : O, 76 ; M, J, 77 — S7 : S, O, N, 76 ; Ms, M, J, 77 — M2 : A, S, O, N, 76 — Al, 77 — M3 : O, 76 — Y2 : O, N, 76 ; J, 77.

Oscillatoria amoena Gomont (pl. III, 27). — Cellules : l, 3-5 µm ; L, 2-4 µm. Cosmopolite.
S1 : N, 76 — S2 : O, N, D, 76 — S3 : O, N, 76 ; Al, 77 — S4 : A, S, N, D, 76 ; M, 77 — S5 : N, D, 76 ; M, 77 — S6 : Jt, A, S, O, N, D, 76 ; Jr, M, J, 77 — S7 : O, D, 76 ; Jr, F, Ms, M, J, 77 — M2 : Jt, A, S, O, N, 76 ; Al, 77 — M3 : Jr, 77 — M4 : O, 76 — Y2 : A, N, 76.

Oscillatoria annae van Goor (pl. III, 28). — Cellules : l, 6,5-8 µm ; L, 1-3 µm. Cosmopolite.
S1 : F, 77 — S2 : A, S, O, 76 — S4 : A, S, 76 — M2 : O, N, 76 — Y2 : A, 76.

Oscillatoria chalybea Mertens (pl. III, 30). — Cellules : l, 7-8 µm ; L, 4-6 µm. Cosmopolite.
S2 : A, S, 76 — S3 : Jt, A, 76 — M5 : N, 76.

Oscillatoria chlorina Kütz. (pl. III, 31). — Cellules : l, 4-5 µm ; L, 4-6 µm. Cosmopolite
Y : N, 76 ; F, 77.

Oscillatoria curviceps Ag. (pl. III, 29). — Cellules : l, 14-15 µm ; L, 2,5-3 µm. Cosmopolite.
S3 : O, 76.

Oscillatoria exilis var. *sequana* nov. var. (pl. III, 32). — Du fait de sa forme générale, en particulier la légère courbure dans la zone apicale du trichome, nous rapportons notre exemplaire à *Oscillatoria exilis* Skuja. Mais il s'en distingue d'une part par sa longueur plus forte atteignant ici 5 µm, d'autre part par le diamètre constant de l'apex du trichome presque conique chez le type. De plus l'aspect réticulé du contenu cellulaire rappelle celui d'*Oscillatoria ucrainica* Vladimirova, mais dans nos échantillons nous n'avons jamais observé de trichomes à apex très effilés comme c'est le cas pour certaines formes d'*O. ucrainica*. Cellules : l, 2,5-5 µm ; L, 4-6,5 µm.
S1 : A, D, 76 — S3 : Jt, 76 — S4 : A, S, D, 76 ; Ms, 77 — S5 : Jt, N, 76 — F, 77 — S6 : Jt, A, S, O, N, D, 76 — S7 : A, S, O, 76 ; Ms, 77 ; M1 : N, 76 — M2 : S, 76 — M4 : A, S, D, 76 ; F, 77 — M5 : A, S, O, 76 — Y : N, 76 — Y2 : A, S, O, D, 76.

Diagnose latine : *A typo latitudine majore cellulis et apicis constante diametro differt. Cellulae longitudo* : 4-6 µm ; *latitudo* : 2,5-5 µm. *Iconotypus* : *fig. nost.* : t. III, fig. 32. *In Icauna, Matrona Sequanaque, 1976 et 1977.*

Oscillatoria foreaui Frémy (pl. III, 33). — Cellules : l, 1,5-2 µm ; L, 1-1,5 µm. Espèce connue des Indes, du Tchad et du bassin du Chari.
S3 : Jr, 77 — S6 : Jr, Al, 77 — M1 : Jt, A, S, 76 — M3 : S, 76.

Oscillatoria formosa Bory de St Vincent (pl. III, 34). — Cellules : l, 4,5-5 µm ; L, 3-4 µm. Cosmopolite.
S4 : S, 76.

Oscillatoria geminata Menegh. (pl. IV, 35). — Cellules : l, 1,5-2 µm ; L, 5-7 µm. Cosmopolite.
S1 : S, 76 — S3 : Jt, 76 — S4 : A, 76 — S5 : Jr, Ms, 77 — S6 : A, S, 76 ; Ms, 77 — S7 : S, O, 76 ; Ms, 77 — M1 : Ms, 77 — M3 : A, 76 — M4 : O, 76 — M5 : S, 76 — Y2 : A, S, 76 ; Ms, 77.

Oscillatoria hamelii Frémy (pl. IV, 36). — Cellules : l, 3 µm ; L, 3,5-7 µm. Notre exemplaire a des cellules moins larges que le type. Espèce connue seulement du Niger, Tchad et Gabon.
S1 : N, 76 — S6 : O, 76 — S7 : O, 76.

Oscillatoria irrigua Kütz. (pl. IV, 37). — Cellules : l, 5-6,5 µm ; L, 2,5-4 µm. Cosmopolite.
S1 : A, 76 — S3 : S, 76 — F, 77 — S5 : A, 76 — M1 : O, 76 — M3 : Jt, 76 — Y2 : S, 76.

Oscillatoria lemmermannii Wolosz. (pl. IV, 38). — Cellules : l, 1,5-2 µm ; L, 2,5-6,5 µm. Nos échantillons ne montrent pas toujours de granulations au niveau des cloisons. Espèce décrite seulement de régions tropicales.
S1 : N, 76 — S3 : Jt, 76.

Oscillatoria limnetica Lemm. (pl. IV, 39). — Cellules : l, 1,5-2 µm ; L, 6,5-8,5 µm. Cosmopolite.
S3 : Jt, A, S, N, 76 — S5 : A, 76 ; M, 77 S6— : D, 76 — S7 : A, D, 76 — M2 : N, 76.

Oscillatoria limosa Ag. (pl. IV, 40). — Cellules : l, 8-9 µm ; L, 1,5-2 µm. Cosmopolite.
S2 : A, S, 76.

Oscillatoria quadripunctulata Brühl et Biswas fo. (pl. IV, 41). — Cellules : l, 2-2,5 µm ; L, 2,5-3 µm. Comme le signale Compère pour ses échantillons du Tchad (1974), nous trouvons ici aussi des cellules avec un granule au niveau d'une cloison et deux à l'autre. Espèce paléotropicale seulement.
S3 : A, 76 — S5 : F, 77.

Oscillatoria redekei van Goor (pl. IV, 42). — Cellules : l, 1,5-2 µm ; L, 4-11 µm. Espèce décrite d'Europe seulement.
S6 : O, D, 76 ; F, 77 — S7 : S, O, N, 76 — M1 : 77 — M4 : O, 76.

Oscillatoria sancta (Kütz.) Gomont (pl. IV, 43). — Cellules : l, 10-12 µm ; L, 2-4 µm. Cosmopolite.
S1 : N, 76 — S3 : A, 76 ; Jt, 77 — S4 : Al, M, 77 — S5 : M, 77 — S6 : J, 77 — S7 : M, 77 — M1 : Al, 77 — M3 : A, 76 ; Al, M, 77 — M4 : M, 77.

Oscillatoria splendida Grév. (pl. IV, 44). — Cellules : l, 1,5-2 µm ; L, 3-5 µm. Cosmopolite.
S1 : S, 76 — S4 : S, 76.

Oscillatoria subbrevis Schmidle emend. Claus (pl. IV, 45). — Cellules : l, 4-5 µm ; L, 1,5-2 µm. Espèce signalée comme pantropicale.
S2 : A, S, 76 — S4 : S, 76 — S6 : Jt, S, O, 76.

Oscillatoria tenuis Ag. (pl. IV, 46). — Cellules : l, 4-5 μm ; L, 2-3 μm. Cosmopolite.
S2 : A, S, 76 — S3 : Jt, 76 — S6 : N, 76 — M2 : Jt, N, 76.

Pseudanabaena Lauterborn

Pseudanabaena catenata Lauterborn (pl. IV, 47). — Cellules : l, 2 μm ; L, 2,5-3,5 μm. Cosmopolite.
S7 : S, 76 — Y : N, 76.

Pseudanabaena galeata Böcher (pl. IV, 56). — Cellules : l, 1-2 μm ; L, 3-7 μm. Espèce signalée d'Europe seulement.
S4 : Jt, A, O, N, 76 — S5 : O, 76 — S6 : O, 76 — S7 : A, S, O, 76 — M1 : A, 76 — M2 : O, 76 — M3 : N, 76 — Y2 : O, 76.

Pseudanabaena mucicola (Naum. & Hub.) Bourrel. (pl. IV, 51). — Cellules : l, 1-1,5 μm ; L, 3-4 μm. Cosmopolite.
Y : A, S, O, N, D, 76 ; Jr, Ms, 77.

Pseudanabaena tenuis Koppe (pl. IV, 55). — Cellules : l, 1-1,5 μm ; L, 3,5-10 μm. Espèce rarement signalée.
S3 : S, 76 — S5 : O, 76 — S6 : Jt, A, 76 — S7 : S, 76 — M1 : Jt, O, 76 — M2 : O, 76 — M3 : A, 76.

Lyngbya Agardh

Lyngbya autumnale (Ag.) Bourrel. (pl. IV, 52). — Cellules : l, 3,5-6,5 μm ; L, 1-3 μm. Cosmopolite.
S1 : J, 77 — S3 : A, 76 — M2 : N, 76 — M3 : O, 76.

Lyngbya bourrellyana Compère (pl. IV, 48) (= *Phormidium ambiguum* Gom.). — Cellules : l, 6-7 μm ; L, 2,5-3,5 μm. Cosmopolite.
M2 : F, 77.

Lyngbya favosa (Bory) Thérez. & Couté (pl. IV, 49) (= *Phormidium favosum* (Bory) Gom.). — Cellules : l, 5-6 μm ; L, 3-5 μm. Cosmopolite.
M2 : N, 76.

Lyngbya foveolarum (Mont.) Hansgirg (pl. IV, 50) (= *Phormidium foveolarum* Gom.). — Cellules : l, 1-2 μm ; L, 1-1,5 μm. Cosmopolite.
S6 : A, O, 76 — M5 : S, 76.

Lyngbya limnetica Lemm. (pl. IV, 53). — Cellules : l, 1,5-2 μm ; L, 5,5-6,5 μm. Cosmopolite.
S6 : Ms, 77.

Lyngbya subtilis W. West (pl. IV, 54). — Cellules : l, 1,5-2 µm ; L, 1,5-2,5 µm. Cosmopolite.
S2 : A, 76.

Cette étude constitue le premier inventaire systématique des Cyanophycées planctoniques du bassin de la Seine et de deux de ses principaux affluents en amont de Paris. Son étalement sur une année, ainsi que le nombre de prélèvements étudiés (environ 350) la rendent particulièrement intéressante. Les résultats sont d'ailleurs révélateurs, avec cinquante-cinq taxons différents dénombrés dont deux nouvelles variétés : *Oscillatoria exilis* var. *sequana* nov. var. et *Anabaena bergii* var. *limnetica* Couté & Preisig (Couté et Preisig, *sous presse*).

Le genre prédominant par la diversité spécifique est le genre *Oscillatoria* qui ne présente pas moins de 19 espèces. Parmi celles-ci, l'une des plus fréquemment signalées est *O. agardhii* que l'on rencontre pratiquement toute l'année dans certaines stations (S2, par exemple) et en grande quantité ; *O. amoena* est aussi assez souvent trouvée en nombre important dans quelques récoltes (S6, par exemple). D'autres espèces, par contre, n'apparaissent que très rarement. C'est le cas d'*O. curviceps* (S3 : O, 76) et *O. formosa* (S4 : S, 76). On pourrait donc conclure que les deux premières supportent bien les variations du milieu alors que les deux dernières y sont particulièrement sensibles.

Parmi les autres genres, celui qui a le plus d'importance après les *Oscillatoria*, autant sur le plan quantitatif que sur le plan de son étalement annuel, est *Microcystis*. En effet, certaines récoltes en sont très riches (S2, S5, S6, S7, M2, M4, Y, Y2). Ce genre typiquement planctonique est aussi bien représenté dans les lacs que dans les cours d'eau.

On peut remarquer aussi que certains genres ou même certaines espèces sont typiques des lacs de barrage. C'est le cas en particulier pour toutes les espèces rencontrées du genre *Anabaena* que l'on ne retrouve nulle part dans les cours d'eau même dans la station juste en aval du barrage.

Enfin, il faut noter qu'un certain nombre d'espèces décrites ici n'étaient connues que de régions tropicales ou chaudes. Il s'agit d'*Oscillatoria foreaui*, *O. hamelii*, *O. lemmermannii*, *O. quadripunctulata* et *O. subbrevis*.

Pour que cet inventaire soit complet, il faudrait qu'une étude similaire soit faite sur le reste du bassin de la Seine, en particulier sur la partie située en aval de Paris. Outre l'analyse qualitative des espèces, il serait nécessaire d'effectuer une analyse quantitative afin de pouvoir tirer des renseignements écologiques fondamentaux.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bourrelly, P., 1970. — Les Algues d'eau douce, initiation à la Systématique. III : les Algues bleues et rouges. Boubée Éd. Paris : 512 p., 137 pl.

Brühl, P., & K. Biswas, 1922. — Algae of Bengal filterbeds. *J. Dep. Sci. Calcutta Univ.*, **4** : 1-7, 5 pl.

Claus, G., 1961. — Contributions to the knowledge of the Blue-Green Algae of the Salzlackengebiet in Austria. *Int. Rev. Hydrobiol.*, **46** (4) : 514-541, 3 pl.

Compère, P., 1974. — Algues de la région du lac Tchad. II. Cyanophycées. *Cah. ORSTOM*, sér. hydrobiol., **8** (3-4) : 165-198, 6 pl.

Couté, A., & H. R. Preisig, 1978. — *Anabaena bergii* var. *limnetica* nov. var. Cyanophyceae, Nostocaceae. *Schweiz. Z. Hydrol*, **40** (2) : 374-383.

Desikachary, T. V., 1959. — Cyanophyta. Ind. Counc. Agr. Res., New Delhi, 686 p., 139 pl.

Frémy, P., 1930. — Les Myxophycées de l'Afrique Équatoriale Française. *Archs Bot.*, Caen, **3** (2) : 508 p., 362 fig.

— 1942. — Cyanophycées de l'Inde méridionale. *Blumea* suppl. 2 : 21-40, 11 fig.

Geitler, L., 1930-1931. — Cyanophyceae. *In* : Rabenhorst's Kryptogamen Flora, 14 : 1196 p., 780 fig.

Gomont, M., 1893. — Monographie des Oscillariées (Nostocacées, Homocystées). *Annls Sci. nat.*, Bot., sér. 7, **15** : 1-107, 9 pl. ; **16** : 111-302, 7 pl.

Huber-Pestalozzi, G., 1938. — Das Phytoplankton des Süsswasser. I. Blaualgen, Bakterien, Pilze. 1 : 342 p., 66 pl.

Komárek, J., 1958. — Die taxonomische Revision der planktischen Blaualgen der Tschechoslowakei. *In* : J. Komárek et H. Ettl, Algologische Studien : 10-206, 12 + 19 pl.

Kondratieva, N. B., 1968. — Visnachnikprisnovodnich bodorestelij Ukrainskoj, R.S.R., I. Cyanophyta 2 : 523 p.

Skuja, H., 1964. — Grundzüge der Algenflora und Algenvegetation der Fjeldgegenden um Abisko in Schwedisch-Lappland. *Nova Acta R. Soc. Scient. upsal.*, IV, **18** (3) : 465 p., 69 pl.

Starmach, K., 1966. — Cyanophyta-Sinice, Glaucophyta-Glaucofity. *In* : Flora Slodkow, Polski, 2, Polsk. Ak. Inst. Bot. : 807 p., 1111 fig.

Vladimirova, K. C., 1961. — Une nouvelle espèce d'algue bleue : *Oscillatoria ucrainica* nov. sp. *Ukr. bot. Zh.*, **18** (1) : 96-98, 1 pl.

Manuscrit déposé le 25 mai 1979.

PLANCHE I

1, *Merismopedia elegans* A. Braun ; 2, *Merismopedia glauca* (Ehrbg.) Näg. ; 3, *Merismopedia punctata* Meyen ; 4, *Merismopedia tenuissima* Lemm. ; 5, *Microcystis aeruginosa* Kütz., deux fragments de thalle ; 6, *Microcystis delicatissima* (W. & G. S. West) Starmach ; 7, *Microcystis elachista* var. *planctonica* (G. M. Smith) Elenkin ; 8, *Microcystis incerta* Lemm. emend. Starmach ; 9, *Microcystis wesenbergii* Komárek ; 10, *Aphanothece castagnei* (Bréb.) Rabenh. ; 11, *Aphanothece nidulans* P. Richter ; 12, *Gloeocapsa kützingiana* Näg. ; 13, *Chroococcus limneticus* Lemm.

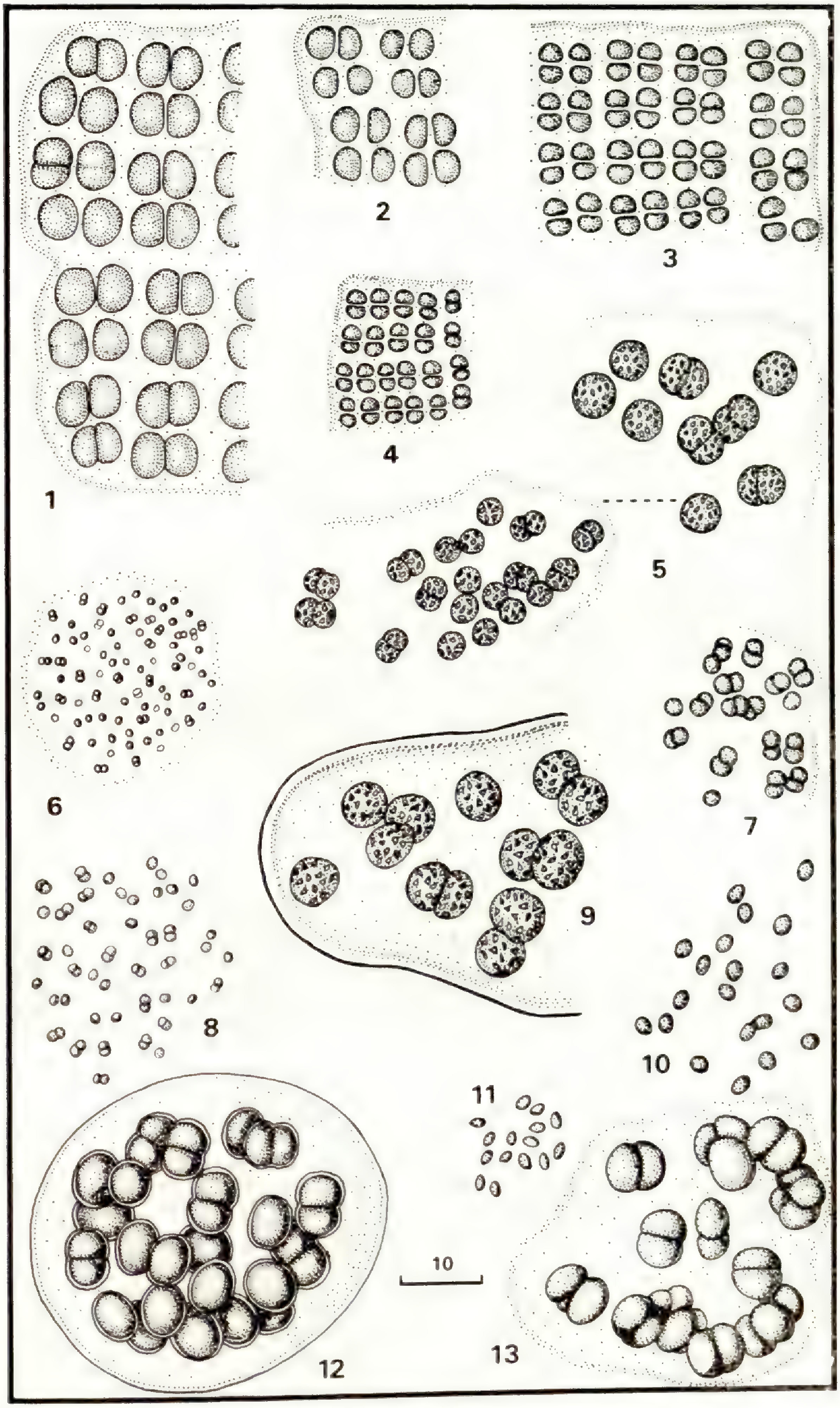


PLANCHE I

PLANCHE II

14, *Chroococcus limneticus* var. *subsalsus* Lemm. ; 15, *Chroococcus minor* (Kütz.) Näg. ; 16, *Chroococcus minutus* (Kütz.) Näg. ; 17, *Chroococcus turgidus* (Kütz.) Näg. ; 18, *Coelosphaerium kützingianum* Näg. ; 19, *Gomphosphaeria nägeliana* (Unger) Lemm. ; 20, *Aphanizomenon flos aquae* fo. *gracile* (Lemm.) Elenkin, fragment apical de trichome avec akinète et hétérocyste ; 21, *Anabaena bergii* var. *limnetica* Couté & Preisig, fragment apical de trichome avec akinète et hétérocyste, à gauche, vue d'ensemble du trichome ; 22, *Anabaena circinalis* Rabenh., fragment de trichome avec hétérocyste et akinète.

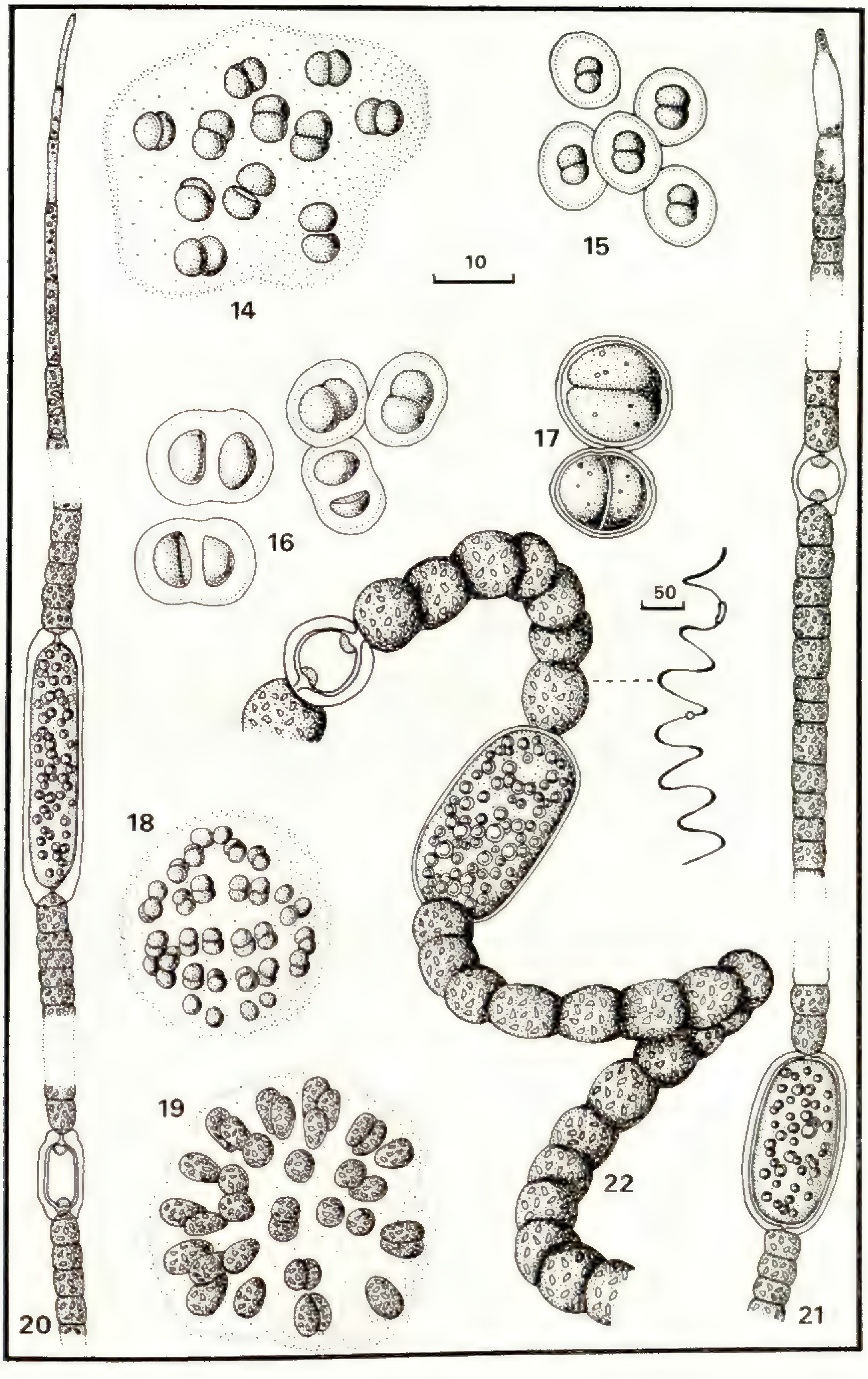


PLANCHE II

PLANCHE III

23, *Anabaena flos aquae* fo. *lemmermannii* (P. Richter) Canab., fragment de thalle avec deux akinète. encadrant un hétérocyste, à gauche, vue d'ensemble du trichome ; 24, *Anabaena flos aquae* fo. *flos aquas* Bréb., fragment de thalle avec un akinète et un hétérocyste ; 25, *Anabaena solitaria* Klebahn, fragmene de trichome avec deux akinètes contigus et un hétérocyste éloigné de ces derniers ; 26, *Oscillatoria agardhit* Gomont ; 27, *Oscillatoria amoena* Gomont ; 28, *Oscillatoria annae* van Goor ; 29, *Oscillatoria curviceps* Ag. ; 30, *Oscillatoria chalybea* Mertens ; 31, *Oscillatoria chlorina* Kütz. ; 32, *Oscillatoria exilis* var. *sequana* nov. var., deux apex de trichome ; 33, *Oscillatoria foreaui* Frémy ; 34, *Oscillatoria formosa* Bory.

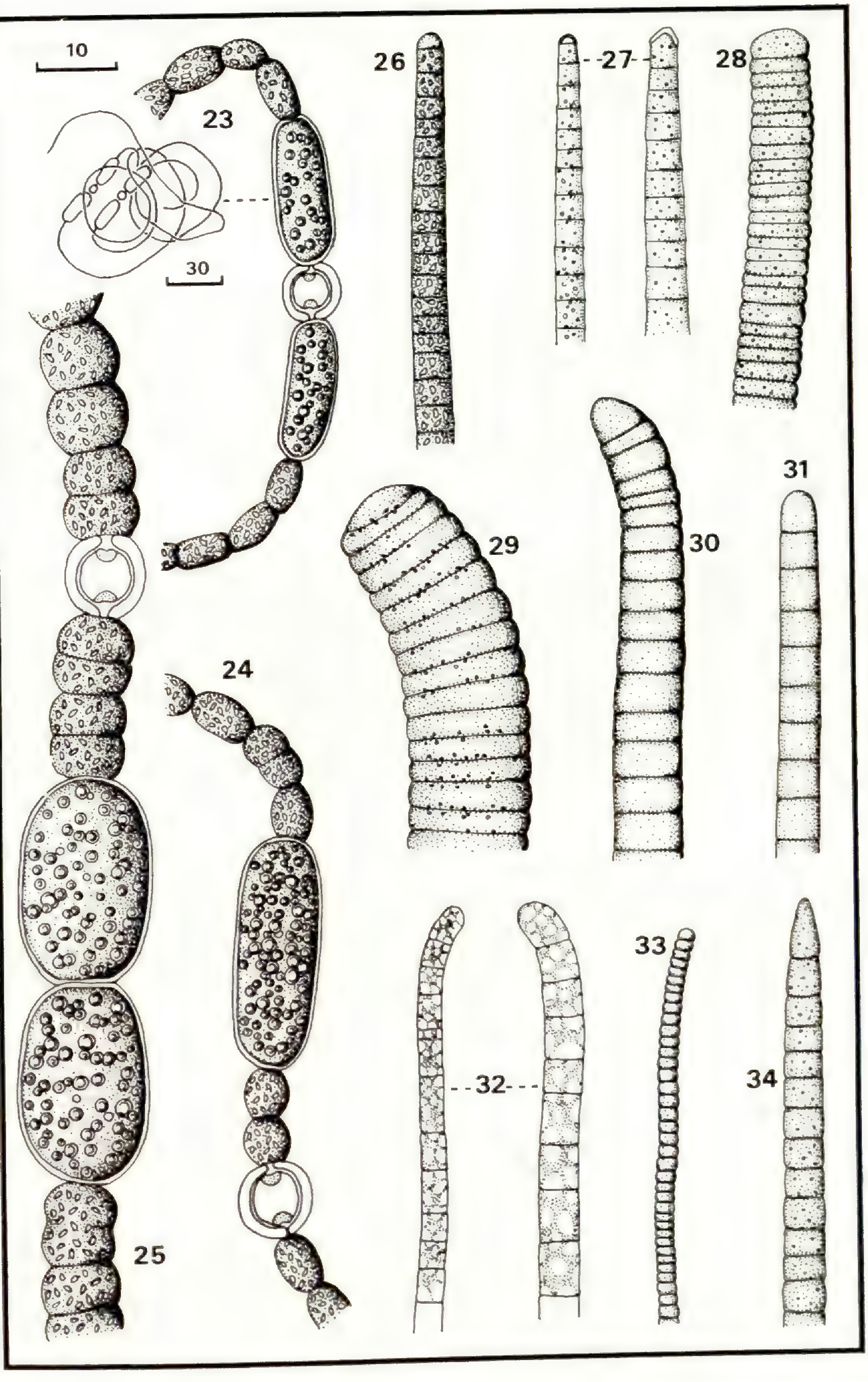


PLANCHE III

PLANCHE IV

35, *Oscillatoria geminata* Menegh. ; 36, *Oscillatoria hamelii* Frémy ; 37, *Oscillatoria irrigua* Kütz. ; 38, *Oscillatoria lemmermannii* Wolosz. ; 39, *Oscillatoria limnetica* Lemm. ; 40, *Oscillatoria limosa* Ag. ; 41, *Oscillatoria quadripunctulata* Brühl & Biswas fo. ; 42, *Oscillatoria redekei* van Goor ; 43, *Oscillatoria sancta* (Kütz.) Gomont ; 44, *Oscillatoria splendida* Grév. ; 45, *Oscillatoria subbrevis* Schmidle emend. Claus. ; 46, *Oscillatoria tenuis* Ag. ; 47, *Pseudanabaena catenata* Lauterborn ; 48, *Lyngbya bourrellyana* Compère; 49, *Lyngbya favosa* (Bory) Thérez. & Couté ; 50, *Lyngbya foveolarum* (Mont.) Hansgirg ; 51, *Pseudanabaena mucicola* (Naum. & Hub.) Bourrel. ; 52, *Lyngbya autumnale* (Ag.) Bourrel. ; 53, *Lyngbya limnetica* Lemm. ; 54, *Lyngbya subtilis* W. West ; 55, *Pseudanabaena tenuis* Koppe ; 56, *Pseudanabaena galeata* Böcher.

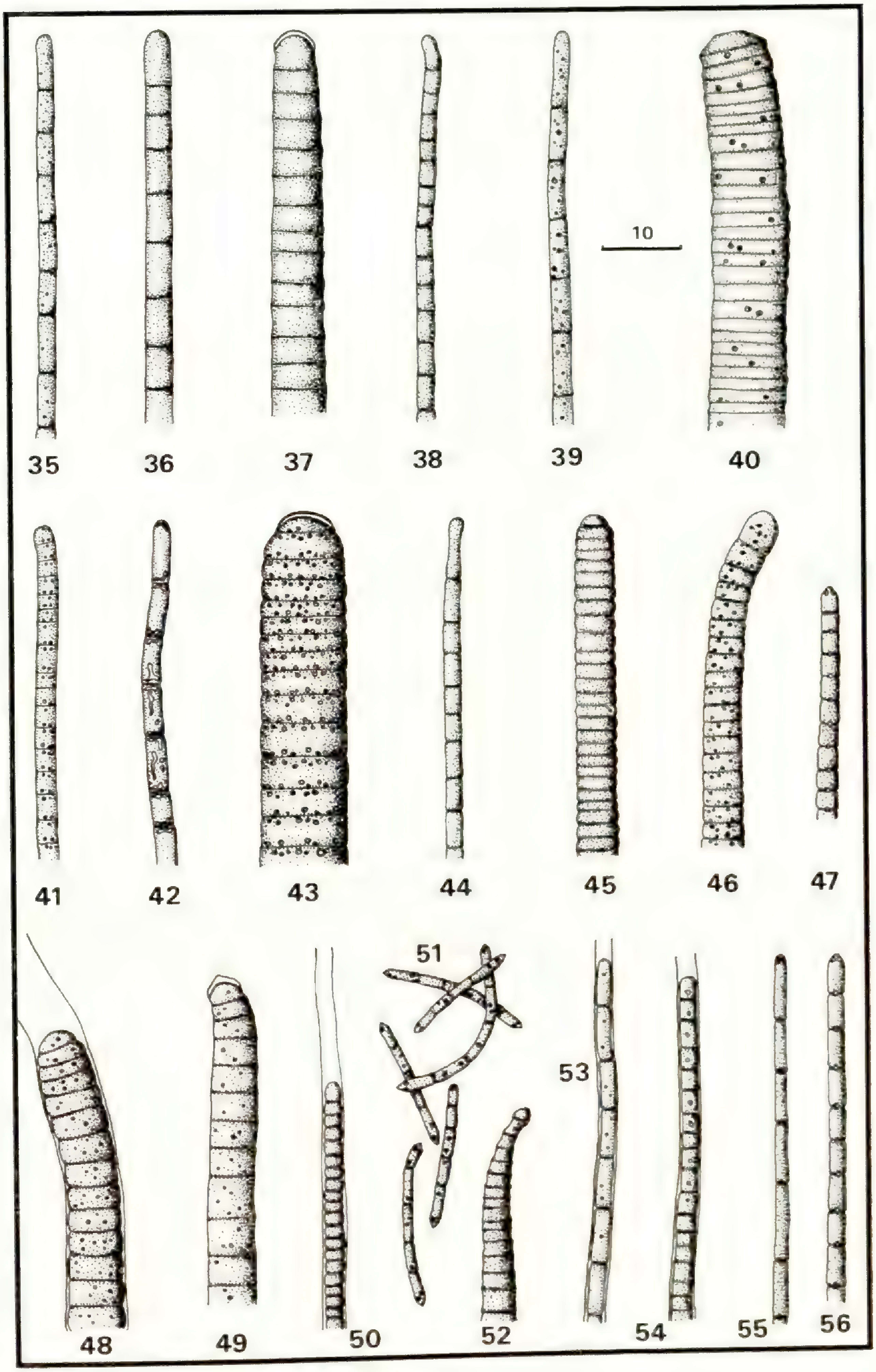


PLANCHE IV

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **1**, 1979,
section B, n° 4 : 285-327.

Algues planctoniques du bassin de la Seine (à l'exception des Cyanophycées et des Diatomées)

par Catherine Cardinal *

Résumé. — Dans cet inventaire systématique du phytoplancton du bassin de la Seine (Diatomées et Cyanophycées exceptées), 154 espèces d'algues, dont une majorité de Chlorophycées, sont décrites. Parmi elles, on peut noter trois espèces nouvelles pour l'Europe : *Coenocystis subcylindrica* Korch., *Gloeactinium limneticum* Smith, *Lobocystis dichotoma* Thompson, et trois espèces nouvelles pour la France : *Carteria peterhofiensis* Kiss., *Paradoxia multiseta* Swir., *Siderocelis coronata* (Lemm.) Fott. Une dizaine d'autres peu fréquentes sont également signalées.

Abstract. — The author deals with 154 species of fresh-water algae from the river Seine. Three species new for Europe : *Coenocystis subcylindrica* Korch., *Gloeactinium limneticum* Smith, *Lobocystis dichotoma* Thompson and three new for France : *Carteria peterhofiensis* Kiss., *Paradoxia multiseta* Swir., *Siderocelis coronata* (Lemm.) Fott, are reported.

A la suite du travail de Couté (1979) sur les Cyanophycées planctoniques de la Seine, nous avons entrepris l'étude des autres groupes d'algues d'eau douce planctoniques de ce fleuve et de deux de ses affluents (Marne et Yonne), à l'exception des Diatomées. Quelques travaux ont déjà porté sur la végétation planctonique de la Seine (Lefèvre, 1943), mais jamais sous forme d'un inventaire systématique complet s'étendant sur une année comme le propose cette étude. Celle-ci a été réalisée à partir de récoltes, effectuées sur l'ensemble du bassin de la Seine en amont de Paris, qui ont déjà donné lieu au travail de Couté. La situation géographique des stations et leur dénomination respective, le nombre et le mode de prélèvements étant similaires en ce qui concerne nos échantillons, il faut donc se référer à cette étude où sont données toutes ces indications.

S1, S2, S3, S4, S5, S6, S7 sont des stations choisies sur la Seine, M1, M2, M3, M4, M5 sur la Marne, Y, Y2 sur l'Yonne.

Les mois et années sont indiqués de la façon suivante : janvier : Jr, février : F, mars : Ms, avril : A, mai : M, juin : J, juillet : Jt, août : A, septembre : S, octobre : O, novembre : N, décembre : D, 1976 : 76 et 1977 : 77.

Je tiens à remercier particulièrement M. A. Couté pour l'aide précieuse qu'il m'a apportée.

* *Laboratoire de Cryptogamie du Muséum national d'Histoire naturelle, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.*
Bourse DGRST n° 78223.

Ordre : PYRAMIMONADALES

Famille : TETRASELMIACEAE

Tetraselmis Stein

Tetraselmis cordiformis Stein (pl. I, 4). — Diamètre, 15 µm ; L flagelles, 20 µm. Suède, France (signalé une fois par BOURRELY) (R) [1].
Y2 : Jt, 76 — M4 : A, 76.

Ordre : VOLVOCALES

Famille : POLYBLEPHARIDACEAE

Collodictyon Carter

Collodictyon triciliatum Carter (pl. I, 1). — L, 25 µm ; l, 16 µm ; L flagelles, 33 µm. Suède (R).
M4 : Jt, 76.

Famille : CHLAMYDOMONADACEAE

Carteria Diesing

Carteria multifilis (Fres.) Dill. (pl. I, 3). — Diamètre, 14 µm ; L flagelle, 14 µm. Cosmopolite (R).
S1 : S, 76 — Y2 : Jt, 77.

Carteria peterhofiensis Kiss. (pl. I, 2). — L, 23 µm ; l, 13 µm. Russie et Suède. Pour la première fois en France (R).

Chlamydomonas Ehrbg.

Chlamydomonas sp. (pl. I, 6). — Du fait de la fixation, il n'est pas possible de voir la forme exacte du plaste et donc de donner un nom d'espèce. Diamètre variable, 8-17 µm. (PF).
S1 : A, S, 76 — Y : A, S, 76 — M2 : A, S, 76 — M4 : Jt, 76 — M5 : Ms, 77.

1. Les lettres entre parenthèses indiquent les fréquences des différentes espèces trouvées dans les échantillons avec la signification suivante : (A) : abondant ; (F) : fréquent ; (PF) : peu fréquent ; (R) : rare.

Sphaerellopsis Korschikoff

Sphaerellopsis gloeocystiformis (Dill.) Gerloff (pl. I, 9). — L, 26 µm ; l, 20 µm. Cosmopolite (R).
M1 : M, 77.

Famille : Phacotaceae

Phacotus Perty

Phacotus lenticularis (E.) Stein (pl. I, 5). — Diamètre, 12 µm. Cosmopolite (R).
Y2 : Jt, 76.

Pteromonas Seligo

Pteromonas aequiciliata (Gicklh.) Bourrel. (pl. I, 8). — L, 13 µm ; l, 9 µm. Autriche, France (R).
M5 : Jt, 76.

Famille : Volvocaceae

Eudorina Ehrbg.

Eudorina elegans Ehrbg. (pl. III, 5). — Diamètre, 8 µm ; diamètre de la colonie, 46 µm. Cosmopolite (F).
Y : A, 76 — M2 : A, S, 76.

Gonium Müller

Gonium pectorale Müller (pl. III, 11). — Diamètre d'une cellule, 12 µm ; diamètre de la colonie, 76 µm. Cosmopolite (R).
S7 : M, 77.

Pandorina Bory

Pandorina morum (Müller) Bory (pl. III, 6). — Diamètre, 8 µm ; diamètre de la colonie, 29-38 µm. Cosmopolite (F).
S1 : A, S, 76 — Y : A, 76.

Volvox (Linné) Ehrbg.

Volvox globator (Linné) Ehrbg. et Zygote (pl. III, 12 et 8). — Diamètre de la colonie, 600 µm. Cosmopolite (PF).
Y : A, S, 76 — M2 : A, S, 76.

Volvox tertius A. Meyer (pl. III, 9). — Diamètre de la colonie, 300 × 220 µm. Europe, sud des Carpathes (R).
Y : A, 76.

Ordre : TÉTRASPORALES

Famille : Chlorangiellaceae

Stylosphaeridium Geitler et Gimensi

Stylosphaeridium stipitatum (Bachm) Geitler et Gimensi (pl. I, 11). — Dans la gelée de *Planktosphaeria*. Diamètre, 4 µm ; L flagelle, 7-10 µm. Cosmopolite dans la gelée des algues planctoniques (R).
M2 : A, 76.

Famille : Gloeocystaceae

Gloeocystis

Gloeocystis ampla (Kütz.) Rabenh. (pl. III, 2). — Synonyme : *Chlamydocapsa ampla* (Kütz.) Fott. L, 10-13 µm ; l, 10 µm ; diamètre de la colonie, 70 µm. Cosmopolite (R).
M2 : A, 76.

Pseudosphaerocystis Woronichin

Pseudosphaerocystis lacustris (Lemm.) Nováková (pl. III, 10). — Diamètre, 12 µm ; diamètre de la colonie, 65 µm. Europe sous le nom de *Gloeococcus schroeteri* (Chod.) Lemm. (F).
S1 : A, S, 76 — M2 : S, 76.

Ordre : CHLOROCOCCALES

Famille : Oocystaceae

Ankistrodesmus Corda

Ankistrodesmus bibraianus (Reinsch.) Kŏrs. (pl. II, 7 et 11). — L, 20-27 µm ; l, 5 µm. Cosmopolite (F).
S1 : A, S, 76 — M2 : A, S, 76.

Ankistrodesmus falcatus (Corda) Ralfs (pl. II, 9). — L, 23 µm ; l, 2 µm. Cosmopolite (PF).
S1 : A, S, 76 — Y : A, 76 — M2 : A, 76.

Ankistrodesmus gracilis (Reinsch) Kŏrs. (pl. II, 2). — L, 37 µm ; l, 4 µm. Cosmopolite (R).
S4 : Jt, 77.

Chodatella Lemm.

Chodatella ciliata (Lagerheim) Lemm. (pl. II, 1). — L, 13 µm ; l, 8 µm ; L soie : 17 µm. Cosmopolite (R).
S7 : A, 76.

Chodatella citriformis Snow (pl. II, 4 et 6). — Une algue avec trois pôles de soies (fig. 4) au lieu des deux habituels (fig. 6) a été trouvée. L, 20 µm ; l, 15 µm ; L soie, 20 µm. Cosmopolite (R).
M5 : A, 76 — S7 : A, 76.

Chodatella genevensis var. *subglobusa* (Lemm.) Bourrel. (pl. I, 15). — L, 7 µm ; l, 5 µm ; L soie, 8 µm. Cosmopolite (R).
M3 : D, 76.

Closteriopsis Lemm.

Closteriopsis acicularis (Smith) Belcher et Swall (pl. II, 8). — L, 85 µm ; l, 3,5 µm. Cosmopolite (R).
M3 : A, 76.

Franceia Lemm.

Franceia Droescheri (Lemm.) G. M. Smith (pl. I, 7). — L, 10 µm ; l, 7 µm ; L soie, 15 µm. Cosmopolite (R).
M2 : A, 76.

Franceia ovalis (Francé) Lemm. (pl. I, 10). — L, 18 µm ; l, 15 µm ; L soie, 20 µm. Cosmopolite (R).
M2 : S, 76.

Kirchneriella Schmidle

Kirchneriella obesa (W. West) Schmidle (pl. II, 3). — L, 10 µm ; l, 4 µm. Cosmopolite (PF).
S1 : A, S, 76 — Y : A, 76 — M2 : A, S, 76.

Monoraphidium Komárková-Legnerová

Monoraphidium contortum Thuret (pl. II, 10). — L : 30 µm ; l, 2 µm. Cosmopolite (F).
M3 : A, 76.

Quadrigula Printz.

Quadrigula closterioides (Bohl.) Printz. (pl. II, 5). — L, 22 µm ; l, 4 µm. Cosmopolite (PF).
Y : A, 76.

Oocystis Näg.

Oocystis lacustris Chod. (pl. I, 16). — L, 23 µm ; l, 13 µm. Cosmopolite (PF).
Y : A, 76.

Oocystis parva West et West (pl. I, 17). — L, 13 µm ; l, 8 µm. Cosmopolite (F).
S1 : A, 76 — Y : S, 76 — M2 : A, S, 76.

Siderocelis Fott

Siderocelis coronata (Lemm.) Fott (pl. III, 7). — L, 14 µm ; l, 9 µm. Pour la première fois en France, connu auparavant en Europe sauf en France (R).
M2 : A, 76.

Treubaria Bernard

Treubaria triappendiculata Bernard (pl. I, 12, 13, 14). — Cette espèce a 3, 4 ou 6 bras. Diamètre, 8-13 µm ; L bras, 12-25 µm. Cosmopolite (R).
M2 : A, 76 — M3 : N, 76.

Famille : Chlorococcaceae

Tetraedron Kütz.

Tetraedron caudatum (Corda) Hansg. (pl. IV, 17). — L, 20 µm ; l, 18 µm. Cosmopolite (R).
M2 : S, 76.

Tetraedron minimum (A. Braun) Hansg. (pl. IV, 12). — L, 14 µm ; l, 14 µm. Cosmopolite (PF).
S1 : S, 76 — M2 : A, S, 76.

Tetraedron minimum var. *scrobiculatum* Lagerheim (pl. IV, 18). — L, 16 µm ; l, 15 µm. Cosmopolite (F).
S1 : A, S, 76 — M2 : A, S, 76.

Tetraedron regulare Kütz. (pl. IV, 16). — L, 32 µm ; l, 32 µm (épines comprises). Cosmopolite (PF).
M2 : A, S, 76.

Tetraedron regulare var. *incus* Teil. (pl. IV, 14). — L, 20 µm ; l, 20 µm (épines comprises). Cosmopolite (R).
S7 : A, 76.

Tetraedron trigonum (Näg.) Hansg. (pl. IV, 13). — L, 15 µm ; l, 11 µm. Cosmopolite (R).
S1 : S, 76.

Tetraedron trigonum var. *papilliferum* (Schröder) Lemm. (pl. IV, 15). — L, 10 µm ; l, 7 µm. Cosmopolite (R).
S1 : A, 76 — M2 : S, 76.

Polyedriopsis Schmidle

Polyedriopsis spinulosa Schmidle (pl. IV, 5). — L, 16 µm ; l, 14 µm ; L soie, 16 µm. Cosmopolite (R).
S1 : S, 76 — M2 : A, 76.

Schroederia Lemm.

Schroederia setigera Lemm. (pl. IV, 7). — L, 40 µm (soie comprise) ; l, 6 µm ; L soie, 10 µm. Cosmopolite (R).
Y : A, 76 — M2 : Jt, 76.

Famille : Palmellaceae

Sphaerocystis Chod.

Sphaerocystis schroeteri Chod. (pl. III, 1). — Diamètre, 12 µm ; diamètre de la colonie, 72 µm. Cosmopolite (A).
S1 : A, S, 76 — Y : A, S, 76 — M2 : A, S, 76.

Famille : Radiococcaceae

Coenocystis Korch.

Coenocystis subcylindrica Korch. (pl. IV, 11). — L, 10 µm ; l, 5 µm ; diamètre de la colonie, 80 µm. Russie, Canada, pour la première fois en France (R).
Y : S, 76.

Famille : Micractiniaceae

Golenkinia Chod.

Golenkinia radiata (Chod.) Wille (pl. IV, 1). — Diamètre, 20 µm ; L soie, 45 µm. Cosmopolite (PF).
S1 : A, S, 76.

Micractinium Fres.

Micractinium pusillum Fres. (pl. IV, 10). — Diamètre, 7 µm ; L soie, 30 µm. Cosmopolite (F).
S1 : A, S, 76 — M2 : A, S, 76.

Famille : DICTYOSPHAERIACEAE

Botryococcus Kütz.

Botryococcus braunii Kütz. (pl. III, 4). — L, 6 μm ; l, 3 μm. Cosmopolite (F).
S1 : A, S, 76 — Y : A, S, 76 — M2 : A, S, 76.

Dictyosphaerium Näg.

Dictyosphaerium pulchellum Wood (pl. III, 3). — Diamètre, 4 μm. Cosmopolite (F).
S1 : A, S, 76 — Y : A, S, 76 — M2 : A, S, 76.

Lobocystis Thompson

Lobocystis dichotoma Thompson (pl. IV, 3). — L, 10 μm ; l, 5 μm. USA. Pour la première fois en Europe (R).
M2 : A, 76.

Lobocystis dichotoma var. *mucosa* Bourrel. (pl. IV, 6). — L, 6 μm ; l, 3 μm. France (R).
M4 : Jt, 76.

Famille : SCENEDESMACEAE

Actinastrum Lagerheim

Actinastrum hantzschii Lagerheim (pl. V, 17). — L, 15 μm ; l, 3 μm. Cosmopolite (R).
S5 : S, 76.

Coelastrum Näg.

Coelastrum reticulatum (Däng.) Senn. (pl. V, 8). — Diamètre, 10 μm. Cosmopolite (F).
S1 : A, S, 76 — Y : A, S, 76 — M2 : A, S, 76.

Coelastrum microsporum Näg. (pl. V, 7). — Diamètre, 10 μm. Cosmopolite (PF).
S1 : A, 76.

Crucigenia Morren

Crucigenia quadrata Morren (pl. IV, 2). — Diamètre, 3 μm. Cosmopolite (F).
S1 : A, S, 76 — Y : A, S, 76 — M2 : A, S, 76.

Crucigenia tetrapedia (Kirch.) West et West (pl. IV, 4). — Diamètre, 4,5 μm. Cosmopolite (F).
S1 : A, 76 — M2 : A, S, 76.

Crucigeniella (Morren) Kom.

Crucigeniella rectangularis (Näg.) Komàrek (pl. V, 1). — L, 7 µm ; l, 4 µm. Cosmopolite (F).
Y : A, S, 76.

Gloeactinium G. M. Smith

Gloeactinium limneticum G. M. Smith (pl. IV, 8). — Diamètre de la colonie, 50 µm ; L, 6 µm ; l, 2,5 µm. USA, Ouest-Afrique, Inde. Pour la première fois en Europe (R).
M5 : Jt, 76.

Paradoxia Swir.

Paradoxia multiseta Swir. (pl. IV, 9). — L, 18 µm ; l, 5 µm. Russie et Bohème. Pour la première fois en France (R).
S5 : S, 76.

Scenedesmus Meyen

Scenedesmus arcuatus Lemma (pl. V, 15). — L, 10 µm ; l, 5 µm. Cosmopolite (PF).
S1 : A, 76.

Scenedesmus brasiliensis Bohlin (pl. V, 6). — L, 10 µm ; l, 4 µm. Cosmopolite (R).
M2 : S, 76.

Scenedesmus brevispina G. M. Smith (pl. V, 12). — L, 13 µm ; l, 4 µm. Europe, Amérique du Nord (R).
S1 : S, 76 — M2 : S, 76.

Scenedesmus denticulatus Lagerheim (pl. V, 13 et 20). — Deux formes ont été trouvées : l'une avec des cellules arrondies (L, 9 µm ; l, 5,5 µm), l'autre avec des cellules allongées (L, 13 µm ; l, 6 µm). Cosmopolite surtout dans les régions chaudes (R).
S5 : S, 76.

Scenedesmus ecornis (Ralfs) Chod. (pl. V, 5). — L, 10 µm ; l, 4,5 µm. Cosmopolite (F).
S1 : A, S, 76 — M2 : A, S, 76.

Scenedesmus ecornis var. *disciformis* Chod. (pl. V, 4). — L, 10 µm ; l, 6 µm. Cosmopolite (F).
S1 : A, S, 76 — M2 : A, 76.

Scenedesmus falcatus Chod. (pl. V, 10). — L, 13 µm ; l, 3 µm. Cosmopolite (F).
S1 : A, S, 76 — Y : A, 76 — M2 : S, 76.

Scenedesmus falcatus fo. *maximus* Uherkov. (pl. V, 9). — Cette forme est moins connue que l'espèce. L, 40 µm ; l, 8 µm. Cosmopolite (F).
S1 : A, 76.

Scenedesmus intermedius Chod. (pl. V, 3). — L, 7 µm ; l, 3 µm. Cosmopolite (PF).
S5 : J, 77.

Scenedesmus intermedius var. *balatonicus* Hortob. (pl. V, 2). — L, 5 µm ; l, 2 µm. Cosmopolite (PF).
M3 : O, 76.

Scenedesmus opoliensis P. Richt (pl. V, 14). — L, 20 µm ; l, 7 µm. Cosmopolite (R).
Y : A, 76.

Scenedesmus ovalternus var. *graevenitzii* (Bernard) Chod. (pl. V, 24). — L, 12 µm ; l, 5 µm. Cosmopolite (R).
S1 : A, 76.

Scenedesmus pannonicus Hortob. (pl. V, 23). — L, 15 µm ; l, 7 µm. Europe (R).
S7 : A, 76.

Scenedesmus quadricauda (Turp.) Bréb. (pl. V, 18). — L, 10-24 µm ; l, 5-9 µm. Cosmopolite (F).
S1 : A, S, 76 — Y : S, 76 — M2 : A, S, 76.

Scenedesmus quadricauda var. *longispina* fo. *granulatus* Uherkov. (pl. V, 21). — L, 10 µm ; l, 3 µm. Hongrie (R).
M2 : S, 76.

Scenedesmus quadricauda var. *longispina* fo. *asymetricus* (Hortob.) Uherkov. (pl. V, 22). — L, 10 µm ; l, 2,5 µm. Cosmopolite (R).
M2 : A, 76.

Scenedesmus serratus (Corda) Bohlin (pl. V, 16). — L, 12 µm ; l, 4 µm. Europe. USA (R).
M4 : Jt, 76.

Scenedesmus spinosus Chod. (pl. V, 11). — L, 6,5 µm ; l, 3 µm. Cosmopolite (PF).
S1 : A, S, 76 — M2 : A, S, 76 — M4 : Jt, 76.

Tetrastrum Chod.

Tetrastrum staurogeniaforme (Schröder) Lemm. (pl. V, 19). — Diamètre, 4 µm ; diamètre de la colonie, 8 µm. Cosmopolite (R).
M2 : S, 76.

Famille : Hydrodictyaceae

Pediastrum Meyen

Pediastrum biradiatum Meyen (pl. VI, 3). — L, 10 µm ; l, 10 µm. Cosmopolite (PF).
Y : S, 76 — M2 : A, S, 76.

Pediastrum boryanum (Turp.) Meneghini (pl. VI, 9). — L, 20 µm ; l, 20 µm. Cosmopolite (F).
S1 : A, S, 76 — Y : A, S, 76 — M2 : A, S, 76.

Pediastrum clathratum (Schröder) Lemm. (pl. VI, 12). — L, 10 µm ; l, 8 µm. Cosmopolite (F).
S1 : A, 76 — Y : S, 76 — M2 : A, S, 76.

Pediastrum duplex Meyen (pl. VI, 2). — L, 7-28 µm ; l, 5-20 µm. Cosmopolite (F).
S1 : A, S, 76 — Y : S, 76 — M2 : A, S, 76.

Pediastrum simplex (Meyen) Lemm. (pl. VI, 6). — L, 15 µm ; l, 12 µm. Cosmopolite (F).
Y : S, 76 — M2 : A, S, 76.

Pediastrum tetras (Ehrbg.) Ralfs (pl. VI, 10). — L, 12 µm ; l, 8 µm. Cosmopolite (R).
M2 : S, 76.

Pediastrum tetras var. *tetraodon* (Corda) Rabenhorst (pl. VI, 1). — L, 19 µm ; l, 18 µm. Cosmopolite (PF).
S1 : A, S 76.

Sorastrum Kütz.

Sorastrum americanum (Bohlin) Schmidle (pl. VI, 7). — L, 10 µm ; l, 10 µm (épines non comprises) ; L épines, 4 µm (un peu plus courtes qu'habituellement, 10 à 15 µm). Cosmopolite (R).
M2 : Jt, 76.

Ordre : ULOTHRICALES

Famille : Ulothricaceae

Catena Chod.

Catena viridis Chod. (pl. VI, 8). — L, 6 µm ; l, 3 µm. Danemark, Suède, France (R).
S4 : Jt, 77.

Planctonema Schmidle

Planctonema lauterbornii Schmidle (pl. VI, 5). — L, 7 µm ; l, 2 µm. Signalé en France, Suède (R).
Y2 : Jt, 76.

Ulothrix Kütz.

Ulothrix subtilissima Rabenh. (pl. VI, 11). — L d'une cellule, 10 µm ; l, 6 µm. Cosmopolite (R).
M2 : Jt, 77.

Ordre : ZYGNÉMATALES

Famille : ZYGNEMATACEAE

Mougeotia Agardh

Mougeotia sp. (pl. VI, 15). — L, 80 µm ; l, 5 µm.
M3 : A, 76.

Spirogyra Link

Spirogyra sp.
S1 : A, 76 — M2 : S, 76.

Famille : DESMIDIACEAE

Closterium Nitzsch.

Closterium acerosum (Schrank) Ehrbg. (pl. IX, 7). — L, 420 µm ; l, 50 µm. Cosmopolite (F).
M2 : A, S, 76.

Closterium ehrenbergii var. *ehrenbergii* Meneghini (pl. IX, 5). — L, 400 µm ; l, 70 µm. Cosmopolite (R).
M2 : A, 76.

Closterium lunula var. *lunula* fo. *minor* West et West (pl. IX, 6). — L, 290 µm ; l, 48 µm. Cosmopolite (PF).
S1 : A, 76.

Closterium pronum Bréb. (pl. IX, 9). — L, 290 µm ; l, 10 µm. Cosmopolite (R).
M2 : S 76.

Closterium venus var. *venus* fo. *venus* Kütz. (pl. VIII, 2). — L, 85 µm ; l, 13 µm. Cosmopolite (R).
M2 : S, 76.

Cosmarium Corda

Cosmarium bioculatum Bréb. (pl. VI, 14). — L, 15 µm ; l, 13 µm ; é, 8 µm ; i, 6 µm. Cosmopolite (R).
M2 : A, S, 76.

Cosmarium circulare var. *minus* Hansg. (pl. VII, 1). — L, 93 µm ; l, 30 µm ; é, 18 µm ; i, 10 µm. Europe, Amérique, Pologne (PF).
M2 : A, S, 76.

Cosmarium hammeri var. *protuberans* West et West (pl. VI, 13). — L, 17 µm ; l, 17 µm ; é, 8 µm ; i, 6 µm. Cosmopolite (R).
M2 : A, 76.

Cosmarium lagerheimii Gütw. (pl. VII, 3). — L, 28 µm ; l, 25 µm ; é, 13 µm ; i, 9 µm. Europe, Pologne (F).
S1 : A, 76 — M2 : A, S, 76.

Cosmarium punctulatum var. *subpunctulatum* (Nordst.) Birg. (pl. VII, 6). — L, 34 µm ; l, 32 µm ; é, 18 µm ; i, 12 µm. Cosmopolite (PF).
S1 : A, 76.

Cosmarium sp. (pl. VII, 2). — L, 36 µm ; l, 32 µm ; é, 17 µm ; i, 12 µm (R).
M2 : A, S, 76.

Cosmarium reniforme (Ralfs) Arch. (pl. VII, 4). — L, 55 µm ; l, 50 µm ; é, 30 µm ; i, 18 µm. Cosmopolite (R).
Y : A, 76.

Pleurotaenium Näg.

Pleurotaenium trabecula var. *trabecula* (Ehrbg.) Näg. (pl. IX, 8). — L, 540 µm ; l, 32 µm ; i, 30 µm. Cosmopolite (sauf Antarctique) (R).
M2 : A, 76.

Spondylosium Bréb.

Spondylosium planum (Wolle) West et West (pl. VI, 4). — L, 15 µm ; l, 18 µm ; i, 10 µm. Cosmopolite (F).
Y : A, S, 76.

Staurastrum Meyen

Staurastrum apiculatum Bréb. (pl. VII, 5). — L, 22 µm ; l, 21 µm ; i, 8 µm. Cosmopolite (R).
M2 : S, 76.

Staurastrum avicula Bréb. (pl. VIII, 4). — L, 32 µm ; l, 34 µm ; i, 8 µm. Cosmopolite (F).
S1 : A, 76 — Y : A, S, 76 — M2 : A, S, 76.

Staurastrum furcatum (Ehrbg.) Bréb. (pl. VII, 8). — L, 25 µm ; l, 22 µm ; i, 8 µm (épines comprises). Cosmopolite (R).
M2 : A, S, 76.

Staurastrum paradoxum var. *parvum* W. West (pl. VIII, 5). — L, 17 µm ; l, 28 µm ; i, 6 µm (bras compris). Europe, Finlande, Hongrie (F). Cette espèce se rencontre fréquemment en chaîne.
Y : S, 76 — M2 : A, S, 76.

Staurastrum polymorphum Bréb. (pl. VIII, 6). — Le nombre de bras varie de 3 à 5. Les deux hémisomates n'ont souvent pas le même nombre de bras : il existe des espèces à 3 et 4 bras, 4 et 5 bras. La forme la plus courante possède 3 bras à chaque hémisomate. L, 22-30 µm ; l, 34-40 µm, i, 8-10 µm. Cosmopolite (F).
Y : A, S, 76 — M2 : A, S, 76.

Staurastrum punctulatum Bréb. (pl. VIII, 3). — L, 31 µm ; l, 33 µm ; i, 13 µm. Cosmopolite (F).
M2 : A, S, 76.

Staurastrum sebaldi var. *ornatum* Nordst. (pl. VIII, 1) — Un seul exemplaire possède trois bras à un hémisomate et deux bras à l'autre. Tous les autres ont trois bras. L, 47 µm ; l, 70 µm ; i, 10 µm. Cosmopolite (A).
S1 : A, S, 76 — Y : A, S, 76 — M2 : A, S, 76.

Staurastrum tetracerum Ralfs (pl. VIII, 7). — L, 10 µm ; l, 35 µm ; i, 7 µm. Cosmopolite (R).
M2 : A, S, 76.

Staurodesmus Teil.

Staurodesmus connatus (Lund.) Thom. (pl. VII, 9). — Les dimensions sont un peu plus grandes que celles du type. L, 32 µm ; l, 48 µm ; i, 8 µm. Cosmopolite (R).
Y : A, S, 76.

Xanthidium Ehrbg.

Xanthidium antilopaeum var. *hebridarum* (Bréb.) Kütz. (pl. VII, 7). — L, 52 µm ; l, 44 µm ; i, 12 µm ; L épines, 12 µm. Europe (R).
S1 : A, 76.

Ordre : MISCHOCOCCALES

Famille : CHLOROBOTRYDACEAE

Dichotomococus Korch.

Dichotomococus curvatus Korch. — France (R).
M4 : Jt, 76.

Heterodesmus Ettl.

Heterodesmus gallicus Bourrel. et Couté (pl. IX, 1). — L, 10 µm ; l, 2 µm. France (PF).
Il se présente en colonies de 8 à une vingtaine de cellules. Nouvelle espèce décrite dans : « Algues d'eau douce rares ou nouvelles pour la flore française. » *Revue algologique*, n.s., 1978, 13 (4) : 295-307.
M5 : Jt, 76.

Famille : Sciadaceae

Centritractus Lemm.

Centritractus belenophorus, Lemm. (pl. IX, 16). — L, 48 µm ; l, 4 µm. Cosmopolite (R).
M5 : Jt, 76.

Ophiocytium Näg.

Ophiocytium capitatum Wolle (pl. IX, 2). — L, 14 µm ; l, 4 µm ; L épine, 14 µm. Cosmopolite (R).
M4 : Jt, 76.

Famille : Pleurochloridaceae

Goniochloris Geitler

Goniochloris Smithii (Bourrel.) Fott (pl. IX, 12). — L, 27 µm. Cosmopolite (PF).
S4 : A, 76.

Pseudostaurastrum Chod.

Pseudostaurastrum limneticum (Borge) Chod. (pl. IX, 13). — L, 30 µm. Cosmopolite (R).
M2 : S, 76.

Pseudostaurastrum hastatum var. *palatinum* (Reinsch.) Chod. Cette Xanthophycée était rangée dans les Chlorophycées sous le nom de *Tetraedron hastatum* var. *palatinum* (pl. IX, 15). — L, 30 µm. Cosmopolite (R).
M2 : A, 76 — M4 : Jt, 76.

Ordre : OCHROMONADALES

Famille : Dinobryaceae

Dinobryon Ehrbg.

Dinobryon sertularia Ehrbg. (pl. IX, 10 ; kyste : pl. IX, 17). — L, 30 µm ; l, 9 µm. Cosmopolite (A).
S1 : A, S, 76 — M2 : A, 76.

Dinobryon bavaricum Imhof. (pl. IX, 10). — L, 50 μm ; l, 5 μm. Cosmopolite. Surtout dans les eaux froides (R).
M2 : S, 76.

Famille : OCHROMONADACEAE

Ochromonas Wyssotzki

Ochromonas sp. (pl. IX, 20). — L, 14,5 μm ; l, 7 μm (R).
M3 : A, 76.

Uroglena Ehrbg.

Uroglena sp. (pl. IX, 11). — L, 13 μm ; l, 6 μm (R).
S1 : A, S, 76.

Synura Ehrbg.

Synura sp. (pl. IX, 4). — Impossible à déterminer sans la connaissance de la structure des écailles. L, 15 μm ; l, 10 μm ; diamètre de la colonie, 50 μm (R).
M2 : A, S, 76.

Mallomonas Perty

Mallomonas fastigata var. *kriegeri* Bourrel. (pl. IX, 3). — L, 30 μm ; l, 12 μm. Cosmopolite (A).
Y : A, S, 76 — M2 : A, S, 76.

Mallomonas tonsurata Teil. (pl. IX, 14). — L, 18 μm ; l, 12 μm. Cosmopolite (PF).
M2 : S, 76.

Ordre : MONOSIGALES

Famille : SALPINGOECACEAE

Salpingoeca Clark

Salpingoeca frequentissima (Zach.) Lemm. (pl. X, 8). — Cette espèce se rencontre sur des Diatomées planctoniques telles *Fragilaria crotonensis*, *Melosira*. L, 10 μm ; l, 4,5 μm. Cosmopolite (PF).
S1 : A, S, 76 — M2 : A, 76.

Ordre : CRYPTOMONADALES

Famille : Cryptomonadaceae

Chroomonas Hansg.

Chroomonas acuta Utermohl. (pl. IX, 18). — L, 12 μm ; l, 8 μm. Cosmopolite (PF).
S1 : A, S, 76 — M2 : A, S, 76.

Cryptomonas Ehrbg.

Cryptomonas sp. (F).
S1 : A, S, 76 — Y : A, S, 76 — M2 : S, 76.

Ordre : PÉRIDINIALES

Famille : Peridiniaceae

Ceratium Schrank

Ceratium hirundinella (Müller) Schrank (pl. X, 4). — L, 260 μm ; l, 70 μm. Cosmopolite (A).
Kyste (fig. 5). L, 140 μm ; l, 40 μm.
S1 : A, S, 76 — Y : A, S, 76— M2 : A, S, 76.

Peridinium Ehrbg.

Peridinium cinctum (Müller) Ehrbg. (pl. X, 6). — L, 40 μm ; l, 46 μm. Cosmopolite (A).
S1 : A, S, 76 — Y : A, S, 76 — M2 : A, 76.

Peridinium cunningtonii (Lemm.) Lemm. (pl. X, 3). — L, 40 μm ; l, 32 μm. Cosmopolite (A).
S1 : A, S, 76 — Y : A, 76.

Peridinium elpatiewsky (Ostenf.) Lemm. (pl. X, 7). — L, 35 μm ; l, 32 μm. Cosmopolite (F).
Y : A, 76 — M2 : A, S, 76.

Peridinium gatunense Nygaard (pl. X, 2). — L, 55 μm ; l, 60 μm. Cosmopolite (A).
S1 : A, S, 76 — Y : A, S, 76 — M2 : A, S, 76.

Peridinium Volzii Lemm. (pl. X, 1). — L, 44 μm ; l, 42 μm. Cosmopolite (A).
Y : S, 76 — M2 : A, S, 76.

Peridinium willei Hintf-Kass (pl. X, 9). — L, 60 µm ; l, 60 µm. Cosmopolite (A).
Y : A, S, 76.

Ordre : EUGLÉNALES

Famille : Euglenaceae

Euglena Ehrbg.

Euglena acus Ehrbg. (pl. XI, 6). — L, 150 µm ; l, 11 µm. Cosmopolite (F).
S1 : A, 76.

Euglena oxyuris Schmarda (pl. XI, 5). — L, 260 µm ; l, 30 µm. Cosmopolite (F).
S1 : A, S, 76 — M2 : A, S, 76.

Euglena spirogyra Ehrbg. (pl. XI, 4). — L, 125 µm ; l, 10 µm. Cosmopolite (R).
S1 : S, 76.

Lepocinclis Perty

Lepocinclis salina Fritsch. (pl. XI, 8). — L, 35 µm ; l, 28 µm. Cosmopolite (F).
S1 : A, S, 76 — Y : S, 76 — M2 : A, S, 76.

Phacus Dujardin

Phacus curvicauda Swir. (pl. XI, 12). — L, 28 µm ; l, 24 µm. Cosmopolite (R).
M2 : A, 76.

Phacus longicauda (Ehrbg.) Dujardin (pl. XI, 2). — L, 150 µm ; l, 60 µm. Cosmopolite (F).
S1 : A, S, 76 — M2 : A, 76.

Phacus orbicularis Hübner (pl. XI, 7). — L, 43 µm ; l, 34 µm. Cosmopolite (F).
S1 : A, S, 76 — M2 : A, S, 76.

Phacus pyrum (E.) Stein (pl. XI, 3). — L, 33 µm ; l, 15 µm. Cosmopolite (R).
M5 : A, 76.

Phacus tortus (Lemm.) Skv. (pl. XI, 1). — L, 84 µm ; l, 30 µm. Cosmopolite (F).
S1 : A, S, 76 — Y : A, S, 76 — M2 : A, S, 76.

Strombomonas Deflandre

Strombomonas verrucosa var. *zmiewika* (Swir.) Defl. (pl. XI, 13). — L, 36 µm ; l, 20 µm. Cosmopolite (R).
M2 : A, 76.

Trachelomonas Ehrbg.

Trachelomonas crebea Kellicot emend. Defl. (pl. XI, 10). — L, 25 µm (avec col) ; l, 18 µm. Cosmopolite (F).
S1 : A, S, 76 — M2 : A, S, 76.

Trachelomonas hispida (Perty) Stein emend. Defl. (pl. XI, 16). — L, 28 µm ; l, 23 µm. Cosmopolite (Pf).
S1 : A, S, 76.

Trachelomonas hispida var. *coronata* Lemm. (pl. XI, 14). — L, 35 µm ; l, 25 µm (avec col). Europe, Amérique du Sud (R).
M2 : S, 76.

Trachelomonas intermedia Dangeard (pl. XI, 9). — L, 22 µm ; l, 18 µm. Cosmopolite (F).
S1 : A, S, 76 — Y : A, S, 76 — M2 : A, S, 76.

Trachelomonas volvocina Ehrbg. (pl. XI, 15). — Diamètre, 10 µm. Cosmopolite (PF).
S1 : S, 76 — M2 : S, 76.

Trachelomonas woycikii Koczwara (pl. XI, 11). — L, 22 µm ; l, 24 µm. Europe, île de la Sunda (R).
S1 : S, 76.

Trachelomonas woycikii var. *pusilla* Drez. (pl. XI, 17). — Diffère de l'espèce seulement par sa petite taille. Diamètre, 16 µm. Amérique du Sud, Pologne, Létonie, Estonie (R).
S1 : A, 76.

TABLEAU I. — Distribution des algues dans les différents groupes.

	%		Nbre d'espèces	%		Nbre d'espèces	%
CHLOROPHYTES	73	Prasinophycées	1	0,7	Pyramimonadales	1	0,7
		Chlorophycées	86	55,3	Volvocales	12	7,7
					Tétrasporales	3	1,8
					Chlorococcales	68	44
					Ulothricales	3	1,8
		Zygophycées	26	17	Zygnématales	2	1,4
					Desmidiales	24	15,6
CHROMOPHYTES	10	Xanthophycées	7	4,6	Mischococcales	7	4,6
		Chrysophycées	8	5,3	Ochromonadales	7	4,6
					Monosigales	1	0,7
PYRRHOPHYTES	6	Cryptophycées	2	1,4	Cryptomonadales	2	1,4
		Dinophycées	7	4,6	Péridiniales	7	4,6
EUGLÉNOPHYTES	11	Euglénophycées	17	11,1	Euglénales	17	11,1
TOTAL	100		154	100		154	100

154 espèces ont été dénombrées. Leur distribution entre les différents groupes est présentée dans le tableau I. Les Chlorophytes sont les plus abondants (73 %). Viennent ensuite les Euglénophytes (11 %), les Chromophytes (10 %) et les Pyrrhophytes (6 %). L'ordre des Chlorococcales est le plus largement représenté (60 % des Chlorophytes). Parmi elles, le genre *Scenedesmus* prédomine avec 18 espèces soit 26 %. L'ordre des Desmidiales vient en deuxième position (21 % des Chlorophytes) et les genres *Closterium*, *Cosmarium* et *Staurastrum* sont les plus fréquemment rencontrés.

Des espèces intéressantes et rares ont été trouvées. Sont signalées ici trois espèces nouvelles pour l'Europe (*Coenocystis subcylindrica* Korch., connu de Russie et du Canada ; *Gloeactinium limneticum* Smith, connu des USA, Ouest-Afrique, Inde ; *Lobocystis dichotoma* Thompson, connu des USA) et trois espèces nouvelles pour la France (*Carteria peterhofiensis* Kiss., connu en Russie et en Suède ; *Paradoxia multiseta* Swir., connu de Russie, Bohême, Argentine, Autriche, Suisse, Turquie et USA ; *Siderocelis coronata* (Lemm.) Fott, connu d'Europe à l'exception de la France). Des espèces rarement signalées ont été aussi rencontrées : c'est le cas pour *Heterodesmus gallicus* Bourrel. et Couté, nouvelle espèce récemment décrite de la Seine, *Catena viridis* Chod., *Centritractus belenophorus* Lemm., *Dichotomococcus curvatus* Korch., *Lobocystis dichotoma* var. *mucosa* Bourrel., *Planctonema lauterbornii* Schmidle, *Treubaria triappendiculata* Bernard, *Volvox globator* (Linné) Ehrbg. (fertile), *Volvox tertius* Meyen.

Cet inventaire, bien qu'établi à partir de très nombreuses récoltes (environ 400) étalées sur une année entière, nécessiterait pour être complet une étude de la partie située en aval de Paris. La traversée de cette grande agglomération entraîne, à l'évidence, des perturbations au niveau du phytoplancton. Pour parfaire le travail et lui donner une signification écologique, il faudrait entreprendre une recherche concernant la répartition spatiale des différents groupes d'algues en fonction des facteurs physico-chimiques du milieu. L'étude des algues benthiques serait aussi souhaitable. On peut déjà signaler qu'il n'y a aucune algue indicatrice de pollution marquée.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BOURRELLY, P., 1966-1970. — Les algues d'eau douce. Éd. N. Boubée, Paris. T. I, 1966, algues vertes : 511 p. ; T. II, 1968, algues jaunes et brunes : 438 p. ; T. III, 1970, algues bleues et rouges : 512 p.

BOURRELLY, P., et A. COUTÉ, 1978. — Algues d'eau douce rares ou nouvelles pour la flore française. *Revue algol.*, n.s., **13** (4) : 295-307.

CHODAT, R., 1926. — *Scenedesmus*. Étude de génétique, de systématique expérimentale et d'hydrobiologie. *Revue Hydrobiol.*, **3** : 258 p.

COUTÉ, A., 1979. — Cyanophycées planctoniques du bassin de la Seine. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **1**, sect. B, nº 4 : 267-283.

ETTL, H., 1978. — *Xanthophyceae*. *In* : H. ETTL, J. GERLOFF et H. HEINIG, Süsswasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart-New York, **3** (1) : 530 p.

FOTT, B., 1972. — Das Phytoplankton des Süsswassers (Huber-Pestalozzi G.) Chlorophyceae = tetrasporales. *In* : A. THIENEMANN, Die Binnengewässer, Stuttgart. **16** (6) : 116 p., 47 pl.

Huber-Pestalozzi, G., 1941. — Das Phytoplankton des Süsswassers. — Chrysophyceen, 16, 2, 1 366 p. — 1961 : chlorophyceae = volvocales. *In* : A. Thienemann, Die Binnengewässer Stuttgart. **16** (5) : 744 p., 158 pl.

Komarkova-Legnerova, J., 1969. — The systematics and ontogenesis of the genera *Ankistrodesmus* Corda and *Monoraphidium* gen. nov. — *In* : Fott, Studies in Phycology. Stuttgart. p. 75-144.

Krieger, W., 1932. — Die Desmidiaceen der Deutschen Limnologischen Sunda-Expedition. « Tropische Binnengewässer 3 ». *Arch. Hydrobiol.*, **11** : 129-230.

Krieger, W., et J. Gerloff, 1962-1969. — Die Gattung *Cosmarium*. Cramer, Weinheim. T. I, 1962 : 1-112, 19 pl. ; T. II, 1965 : 113-240, 20 pl. ; T. III-IV, 1969 : 241-410, 19 pl.

Lefèvre, M., 1932. — Monographie des espèces d'eau douce du genre *Peridinium* Ehrb. *Archs Bot.*, Caen, **2** (5) : 210 p.

— 1943. — Contribution à la connaissance du phytoplancton du Bassin de la Seine. Extrait des Cahiers de la Commission du Bassin de la Seine, Cahier nº 3.

Pochman, A., 1942. — Synopsis der Gattung *Phacus*. *Arch. Protistenk.*, 252 p.

Prescott, G. W., 1961. — Algae of the western great lakes area. Brown Company Publishers. Dubuque, Iowa. 977 p.

Prescott, G. W., H. T. Croasdale et W. C. Winyard, 1975. — A synopsis of North American Desmids. *Desmidiaceae = Placodermae*. University of Nebraska press, Lincoln. **2** (1) : 275 p.

Rehakova, H., 1969. — Die Variabilität der Arten der Gattung *Oocystis* A. Braun. *In* : Fott, Studies in Phycology, Stuttgart : 145-196.

Sulek, J., 1969. — Taxonomische übersicht der Gattung *Pediastrum* Meyer. *In* : Fott, Studies in Phycology, Stuttgart : 197-264.

Teiling, E., 1967. — The desmid genus *Staurodesmus*. *Ark. Bot.*, Stokholm, **6** (2/11) : 467-629, 34 pl.

Uherkovich, G., 1966. — Die *Scenedesmus* Arten Ungarns. Akademiai Kiado. 173 p.

West, W., et G. S. West, 1905-1923. — A monograph of the British Desmidiaceae. Adblard and son and West Newman, London. II, 1905 : 1-204 p., 32 pl. ; III, 1908 : 1-273 p., 31 pl ; IV, 1912 : 1-191 p., 32 pl. ; V, 1923 : 1-300 p., 39 pl.

Manuscrit déposé le 25 mai 1979.

PLANCHE I

1, *Collodictyon triciliatum* Carter ; 2, *Carteria peterhofiensis* Kiss. (d'après Bourrelly et Couté) ; 3, *Carteria multifilis* (Fres.) Dill. ; 4, *Tetraselmis cordiformis* Stein ; 5, *Phacotus lenticularis* (E.) Stein : a, vue de face ; b, vue de profil ; 6, *Chlamydomonas* sp. ; 7, *Franceia Droescheri* (Lemm.) G. M. Smith ; 8, *Pteromonas aequiciliata* (Gicklh) Bourrel. ; 9, *Sphaerellopsis gloeocystiformis* (Dill.) Gerloff. ; 10, *Franceia ovalis* (Francé) Lemm. (autosporulation) ; 11, *Stylosphaeridium stipitatum* (Bachm.) Geitler et Gimesi. ; 12, 13, 14, *Treubaria triappendiculata* Bernard, formes à 3, 4, 6 bras ; 15, *Chodatella* (*Lagerheimia*) *genevensis* var. *subglobosa* (Lemm.) Bourrel. ; 16, *Oocystis lacustris* Chod. ; 17, *Oocystis parva* West et West.

(Échelle = 10 µm.)

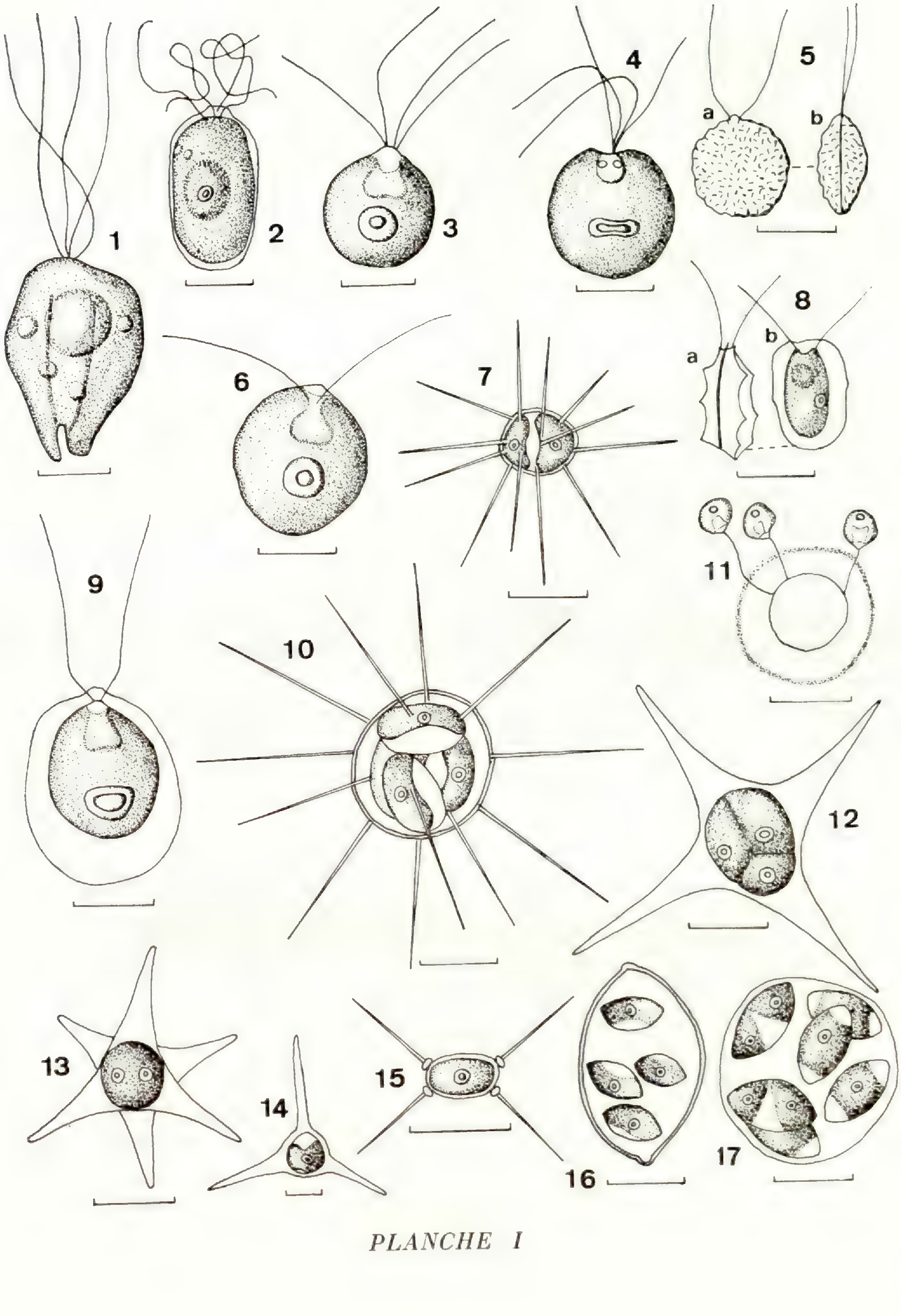


PLANCHE I

PLANCHE II

1, *Chodatella ciliata* (Lagerh.) Lemm. ; 2, *Ankistrodesmus gracilis* (Reinsch) Kŏrs. ; 3, *Kirchneriella obesa* (West et West) Schmidle ; 4, *Chodatella citriformis* Snow ; 5, *Quadrigula closterioides* (Bohl.) Printz. ; 6, *Chodatella citriformis* Snow, autosporulation ; 7, 11, *Ankistrodesmus bibraianus* (Reinsch) Kŏrs. ; 8, *Closteriopsis acicularis* (G. M. Smith) Belcher et Swall ; 9. *Ankistrodesmus falcatus* (Corda) Ralfs ; 10, *Monoraphidium contortum* Thuret.

(Échelle = 10 µm.)

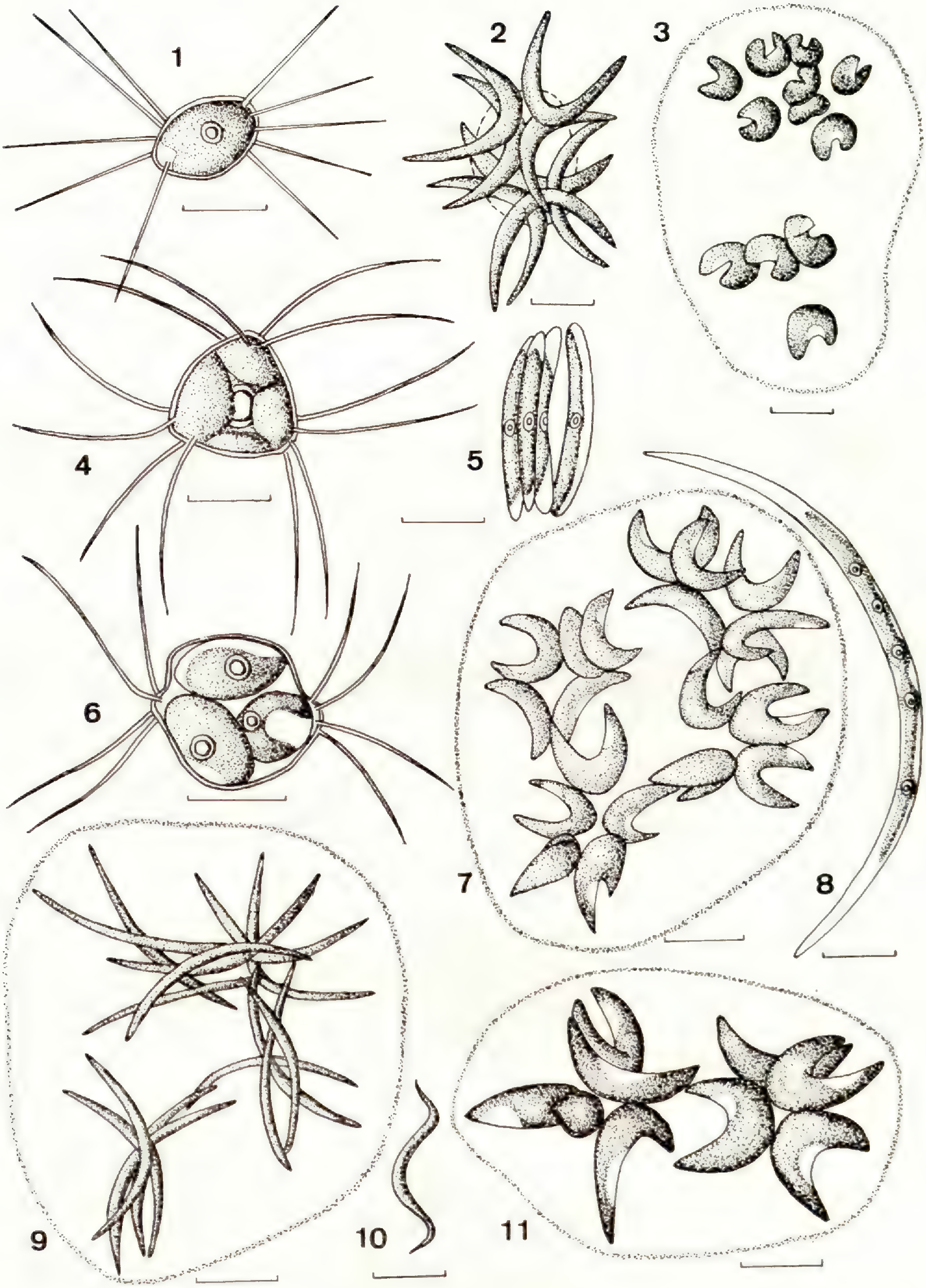


PLANCHE II

PLANCHE III

1, *Sphaerocystis schroeteri* Chod. ; 2, *Gloeocystis ampla* (Kütz.) Rabenh. ; 3, *Dictyosphaerium pulchellum* Wood ; 4, *Botryococcus braunii* Kütz. ; 5, *Eudorina elegans* Ehrbg. ; 6, *Pandorina morum* (Müller) Fott ; 7, *Siderocelis coronata* (Lemm.) Bory ; 8, Zygote de *Volvox globator* (Linné) Ehrbg. ; 9, *Volvox tertius* A. Meyer, détails de quelques cellules de la colonie : vue en coupe optique ; 10, *Pseudosphaerocystis lacustris* (Lemm.) Novàkovà ; 11, *Gonium pectorale* Müller ; 12, *Volvox globator* (Linné) Ehrbg., détails de quelques cellules de la colonie : vue en coupe optique.

(Échelle = 10 µm.)

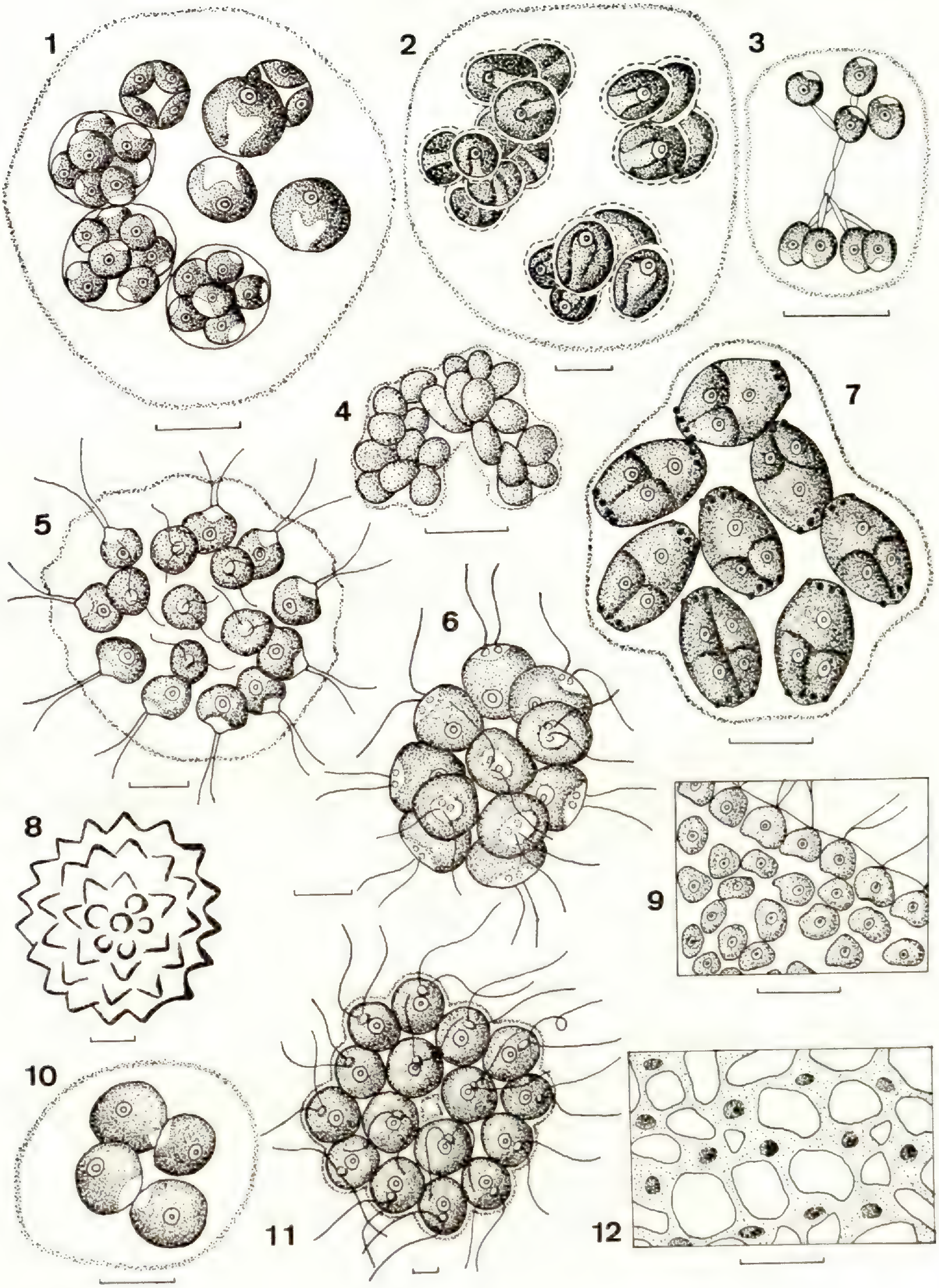


PLANCHE III

PLANCHE IV

1, *Golenkinia radiata* (Chod.) Wille ; 2, *Crucigenia quadrata* Morren ; 3, *Lobocystis dichotoma* Thompson ; 4, *Crucigenia tetrapedia* (Kirch) West et West ; 5, *Polyedriopsis spinulosa* Schmidle ; 6, *Lobocystis dichotoma* var. *mucosa* Bourrel. ; 7, *Schroederia setigera* Lemm. ; 8, *Gloeactinium limneticum* G. M. Smith ; 9, *Paradoxia multiseta* Swir. (d'après Bourrelly et Couté) ; 10, *Micractinium pusillum* Fres. ; 11, *Coenocystis subcylindrica* Korch. ; 12, *Tetraedron minimum* (A. Braun) Hansg. ; 13, *Tetraedron trigonum* (Näg.) Hansg. ; 14, *Tetraedron regulare* var. *incus* Teil. ; 15, *Tetraedron trigonum* var. *papilliferum* (Lemm.) Schröder ; 16, *Tetraedron regulare* Kütz. ; 17, *Tetraedron caudatum* (Corda) Hansg. ; 18, *Tetraedron minimum* var. *scrobiculatum* Lagerh.

(Échelle = 10 µm.)

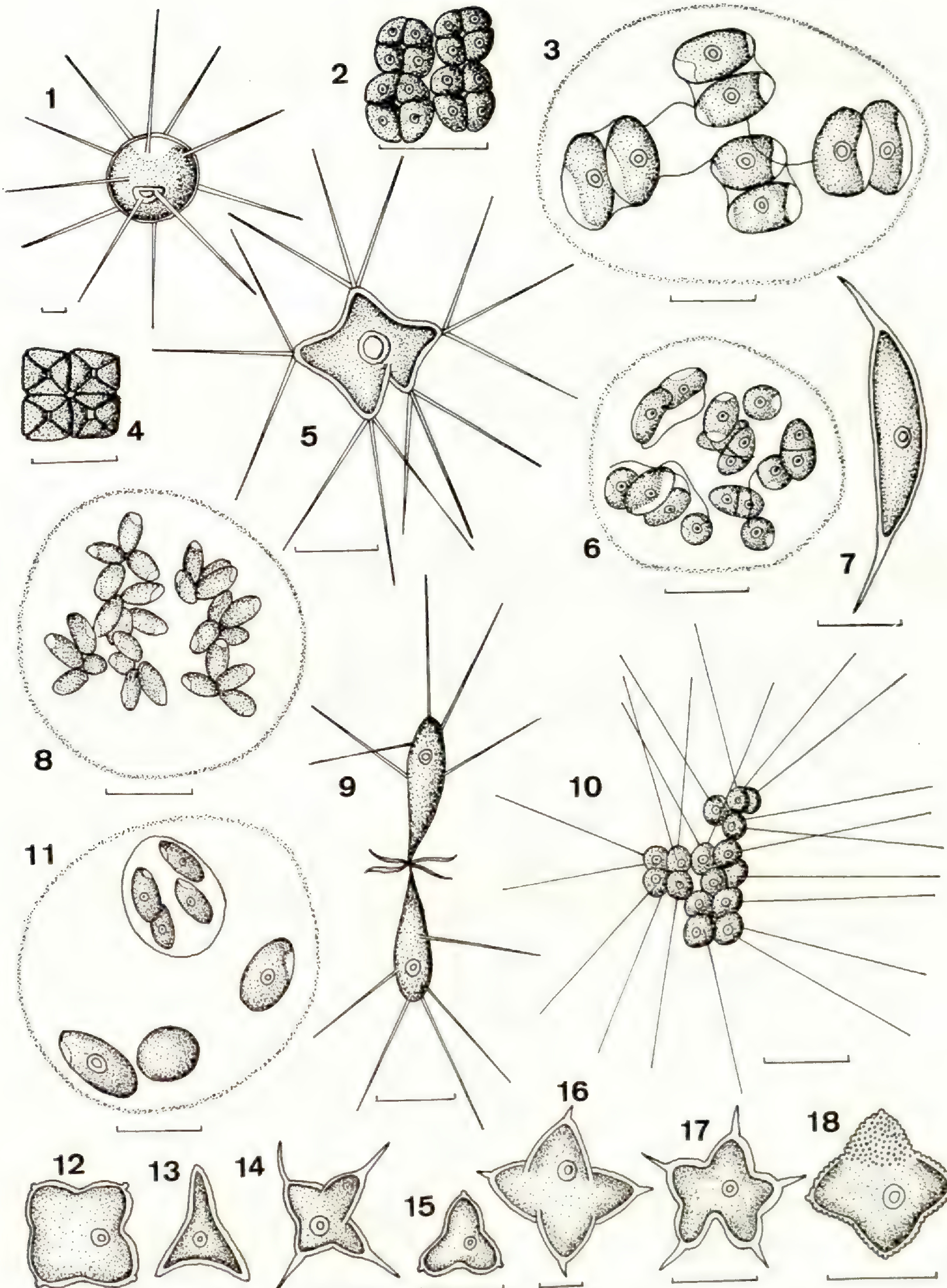


PLANCHE IV

PLANCHE V

1, *Crucigenia rectangularis* (Näg.) Komàrek ; 2, *Scenedesmus intermedius* var. *balatonicus* Hortob. ; 3, *Scenedesmus intermedius* Chod. ; 4, *Scenedesmus ecornis* var. *disciformis* Chod. ; 5, *Scenedesmus ecornis* (Ralfs) Chod. ; 6, *Scenedesmus brasiliensis* Bohlin ; 7, *Coelastrum microsporum* Näg. ; 8, *Coelastrum reticulatum* (Dang.) Senn. ; 9, *Scenedesmus falcatus* fo. *maximus* Uherkov. ; 10, *Scenedesmus falcatus* Chod. ; 11, *Scenedesmus spinosus* Chod. ; 12, *Scenedesmus brevispina* G. M. Smith ; 13, 20, *Scenedesmus denticulatus* Lagerh. ; 14, *Scenedesmus opoliensis* P. Richt ; 15, *Scenedesmus arcuatus* Lemma ; 16, *Scenedesmus serratus* (Corda) Bohlin ; 17, *Actinastrum hantzschii* Lagerh. ; 18, *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb. ; 19, *Tetrastrum staurogeniaeforme* (Schröder) Lemm. ; 21, *Scenedesmus quadricauda* var. *longispina* fo. *granulatus* Uherkov. ; 22, *Scenedesmus quadricauda* var. *longispina* fo. *asymetricus* (Hortob.) Uherkov. ; 23, *Scenedesmus pannonicus* Hortob. ; 24, *Scenedesmus ovalternus* var. *graevenitzii* (Bernard) Chod.

(Échelle = 10 μm.)

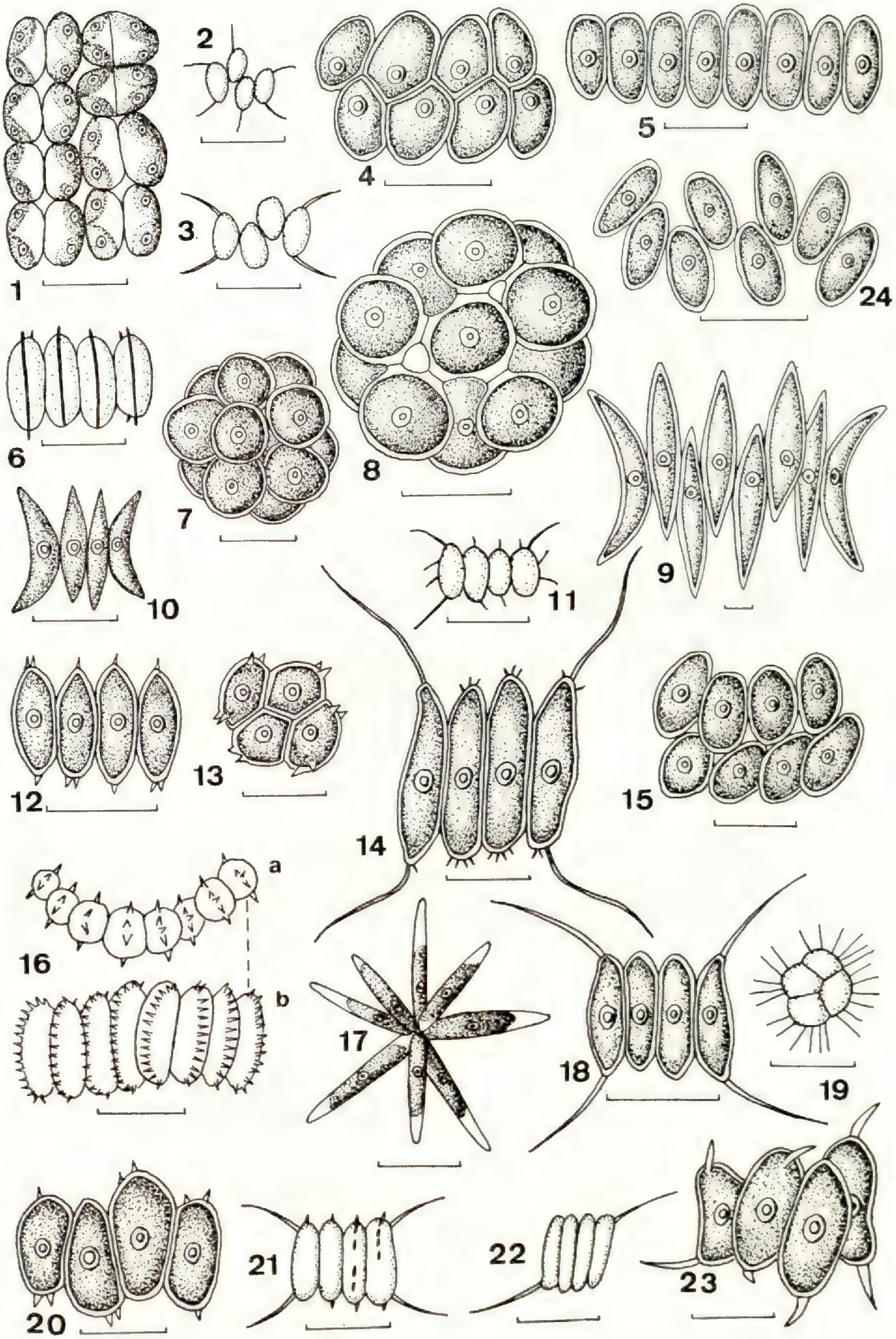


PLANCHE V

PLANCHE VI

1, *Pediastrum tetras* var. *tetraodon* (Corda) Rabenh. ; 2, *Pediastrum duplex* Meyen ; 3, *Pediastrum biradiatum* Meyen ; 4, *Spondylosium planum* (Wolle) West et West ; 5 ; *Planctonema lauterbornii* Schmidle (d'après Bourrelly et Couté) ; 6, *Pediastrum simplex* (Meyen) Lemm. ; 7, *Sorastrum americanum* (Bohlin) Schmidle ; 8, *Catena viridis* Chod. (d'après Bourrelly et Couté) ; 9, *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh. ; 10, *Pediastrum tetras* (Ehrg.) Ralfs ; 11, *Ulothrix subtilissima* Rabenh. ; 12, *Pediastrum clathratum* (Schröd.) Lemm. ; 13, *Cosmarium hammeri* var. *protuberans* West et West ; 14, *Cosmarium bioculatum* Bréb. ; 15, *Mougeotia* sp.

(Échelle = 10 µm.)

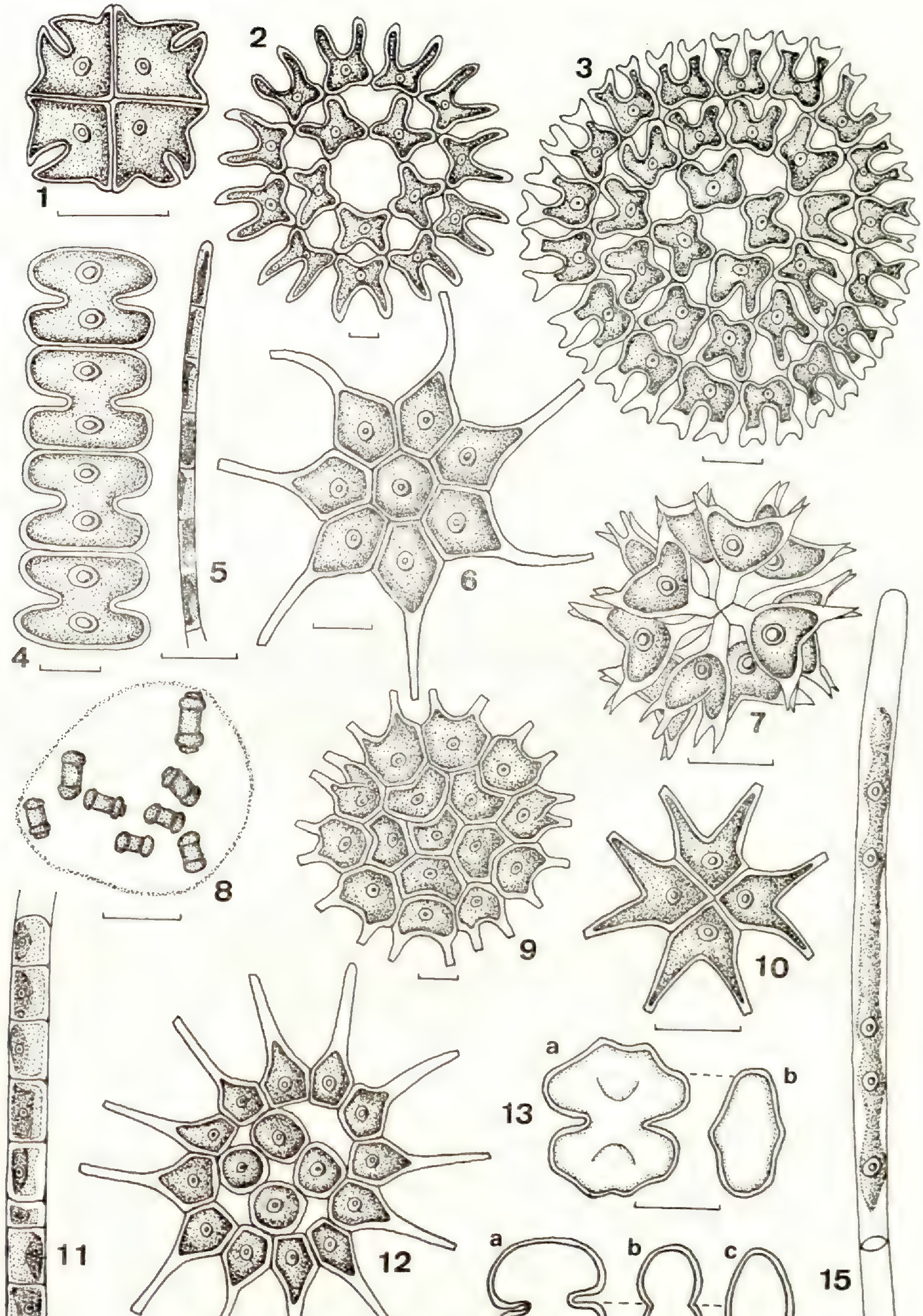


PLANCHE VI

PLANCHE VII

1, *Cosmarium circulare* var. *minus* Hansg. : a, vue frontale ; b, vue apicale ; 2, *Cosmarium* sp. : a, vue frontale ; b, vue apicale ; 3, *Cosmarium lagerheimii* Gütw. : a, vue frontale ; b, vue apicale ; 4, *Cosmarium reniforme* (Ralfs) Arch. : a, vue frontale ; b, vue apicale ; 5, *Staurastrum apiculatum* Bréb. : a, vue frontale ; b, vue apicale ; 6, *Cosmarium punctulatum* var. *subpunctulatum* (Nordst.) Börg. : a, vue frontale ; b, vue apicale ; 7, *Xanthidium antilopaeum* var. *hebridarum* (Bréb.) Kütz. ; 8, *Staurastrum furcatum* (Ehrbg.) Bréb. : a, vue frontale ; b, vue apicale ; 9, *Staurodesmus connatus* (Lund.) Thom. : a, vue apicale ; b, vue frontale.

(Échelle = 10 μm.)

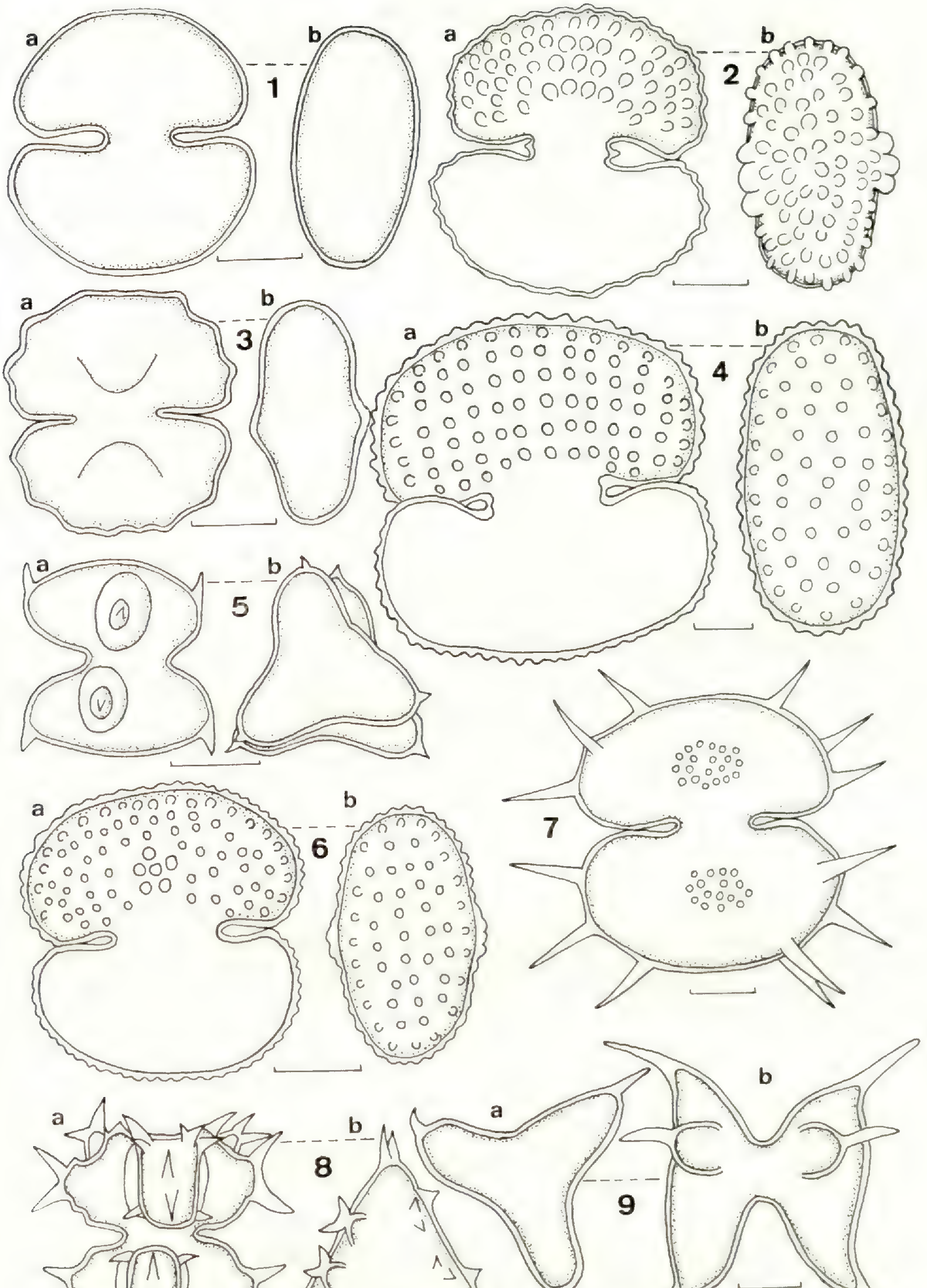


PLANCHE VII

PLANCHE VIII

1, *Staurastrum sebaldi* var. *ornatum* Nordst. : a, vue frontale ; b, vue apicale ; 2, *Closterium venus* var. *venus* fo. *venus* Kütz. ; 3, *Staurastrum punctulatum* Bréb. : a, vue frontale ; b, vue apicale ; 4, *Staurastrum avicula* Bréb. : a, vue frontale ; b, vue apicale ; 5, *Staurastrum paradoxum* var. *parvum* W. West ; 6, *Staurastrum polymorphum* Bréb. ; 7, *Staurastrum tetracerum* Ralfs.

(Échelle = 10 μm.)

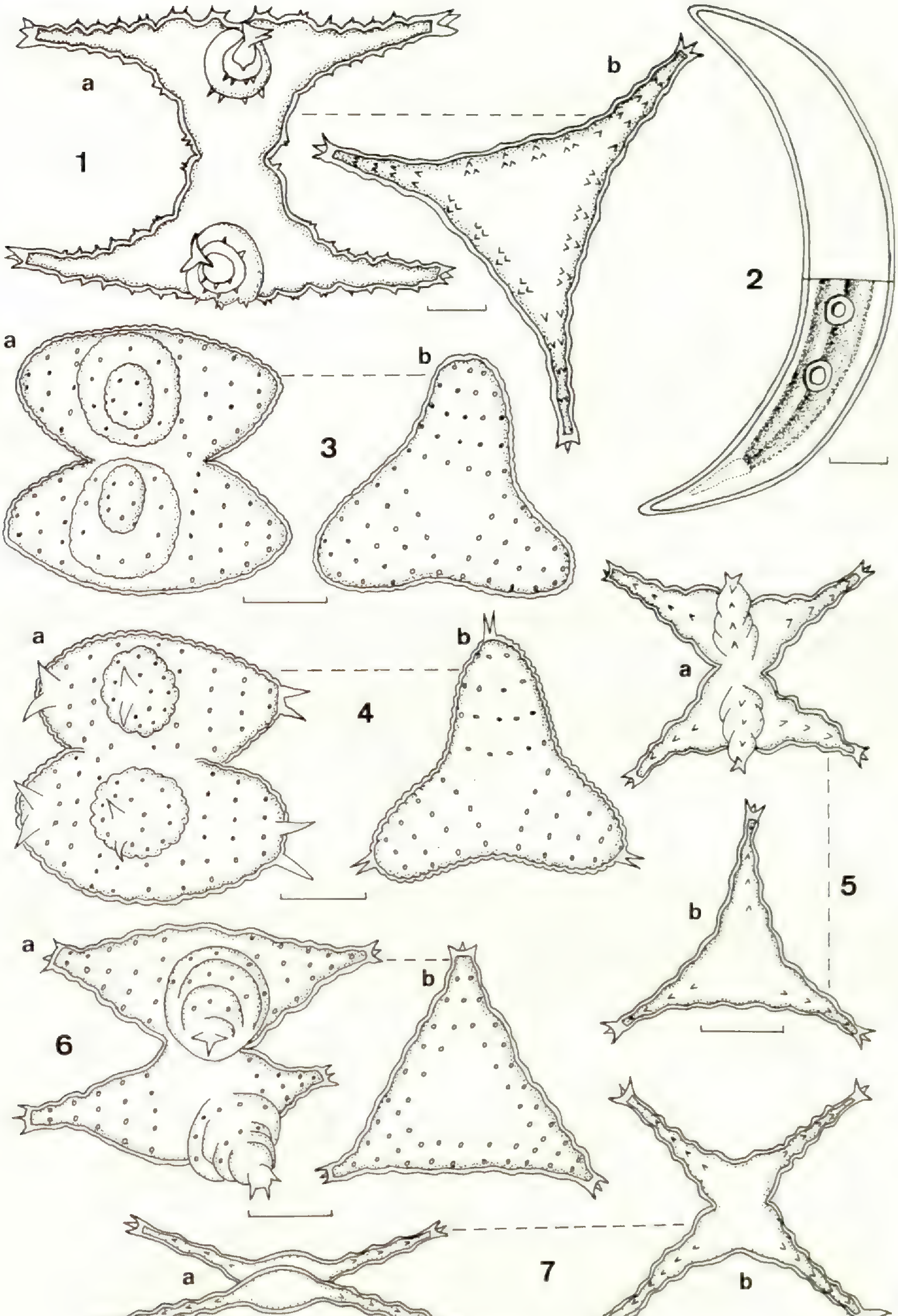


PLANCHE VIII

PLANCHE IX

1, *Heterodesmus gallicus* Bourrel. et Couté ; 2, *Ophiocytium capitatum* Wolle ; 3, *Mallomonas fastigata* var. *kriegeri* Bourrel. ; 4, *Synura* sp. ; 5, *Closterium ehrenbergii* var. *ehrenbergii* Menegh. ; 6, *Closterium lunula* var. *lunula* fo. *minor* West et West ; 7, *Closterium acerosum* (Schrank) Ehrbg. ; 8, *Pleurotaenium trabecula* var. *trabecula* (Ehrbg.) Näg. ; 9, *Closterium pronum* Bréb. ; 10, *Dinobryon sertularia* Ehrbg. ; 11, *Uroglena* sp. ; 12, *Goniochloris smithii* (Bourrel.) Fott ; 13, *Pseudostaurastrum limneticum* (Borge) Chod. ; 14, *Mallomonas tonsurata* Teil. ; 15, *Pseudostaurastrum hastatum* var. *palatinum* (Reinsch.) Chod. ; 16, *Centritractus belenophorus* Lemm. (d'après Bourrelly et Couté) ; 17, Kyste de *Dinobryon sertularia* Ehrbg. ; 18, *Chroomonas acuta* Uterm. ; 19, *Dinobryon bavaricum* Imhof. ; 20, *Ochromonas* sp.

(Échelle = 10 µm.)

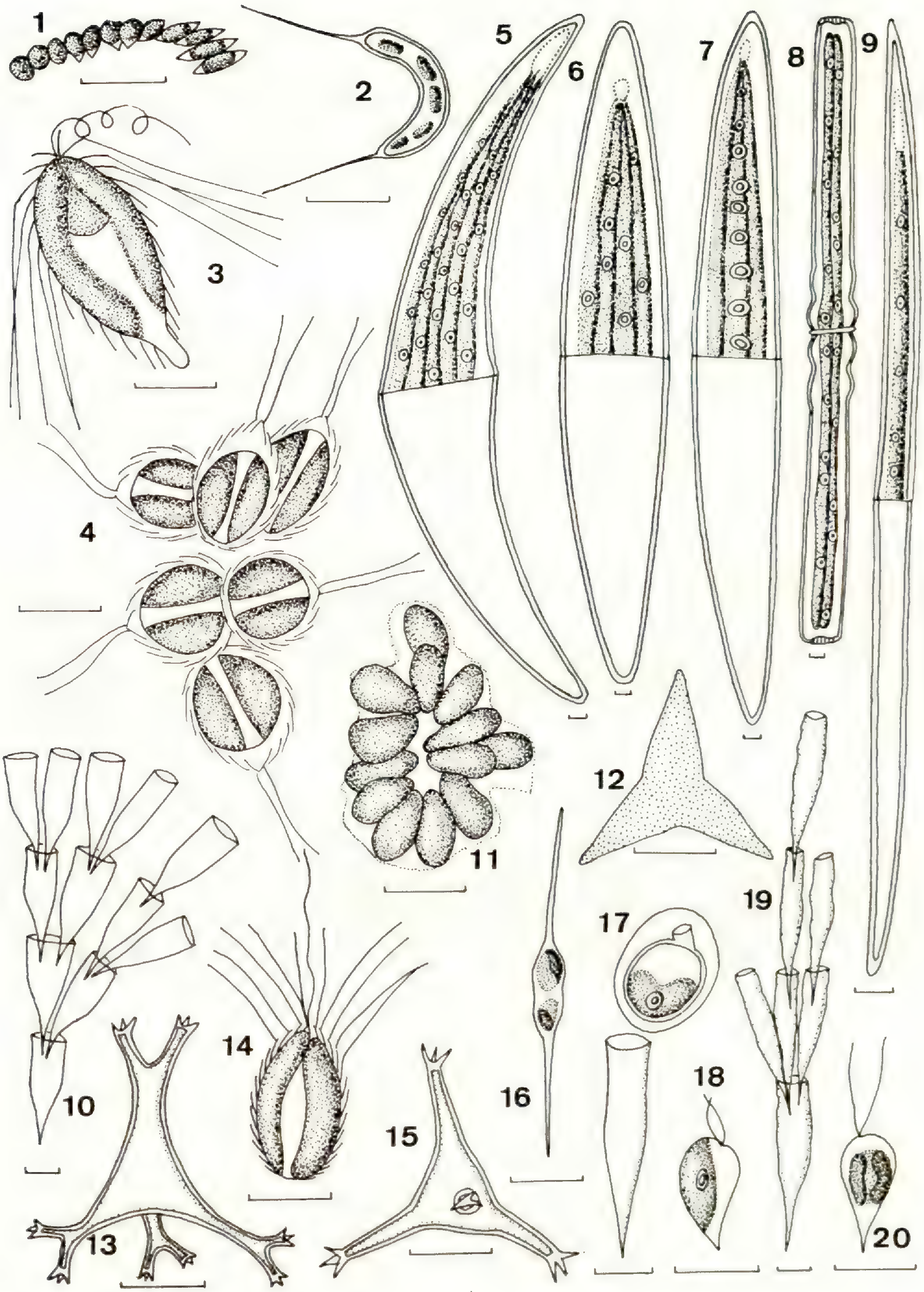


PLANCHE IX

PLANCHE X

1, *Peridinium volzii* Lemm. : a, vue ventrale ; b, vue dorsale ; c, vue apicale ; d, vue antapicale ; 2, *Peridinium gatunense* Nygaard : a, vue ventrale ; b, vue dorsale ; c, vue apicale ; d, vue antapicale ; 3, *Peridinium cunningtonii* (Lemm.) Lemm. : a, vue apicale ; b, vue antapicale ; c, vue dorsale ; 4, *Ceratium hirundinella* (Müller) Schrank : a, vue dorsale ; b, vue ventrale ; 5, Kyste de *Ceratium hirundinella* (Müller) Schrank ; 6, *Peridinium cinctum* (Müller) Ehrbg. : a , vue dorsale ; b, vue ventrale ; c, vue apicale ; d, vue antapicale ; 7, *Peridinium elpatiewskyi* (Ostenf.) Lemm. : a, vue apicale ; b, vue ventrale ; c, vue dorsale ; 8, *Salpingoeca frequentissima* (Zach.) Lemm. ; 9, *Peridinium willei* Hintf-Kass : a, vue ventrale ; b, vue dorsale ; c, vue apicale ; d, vue antapicale.

(Échelle = 10 µm.)

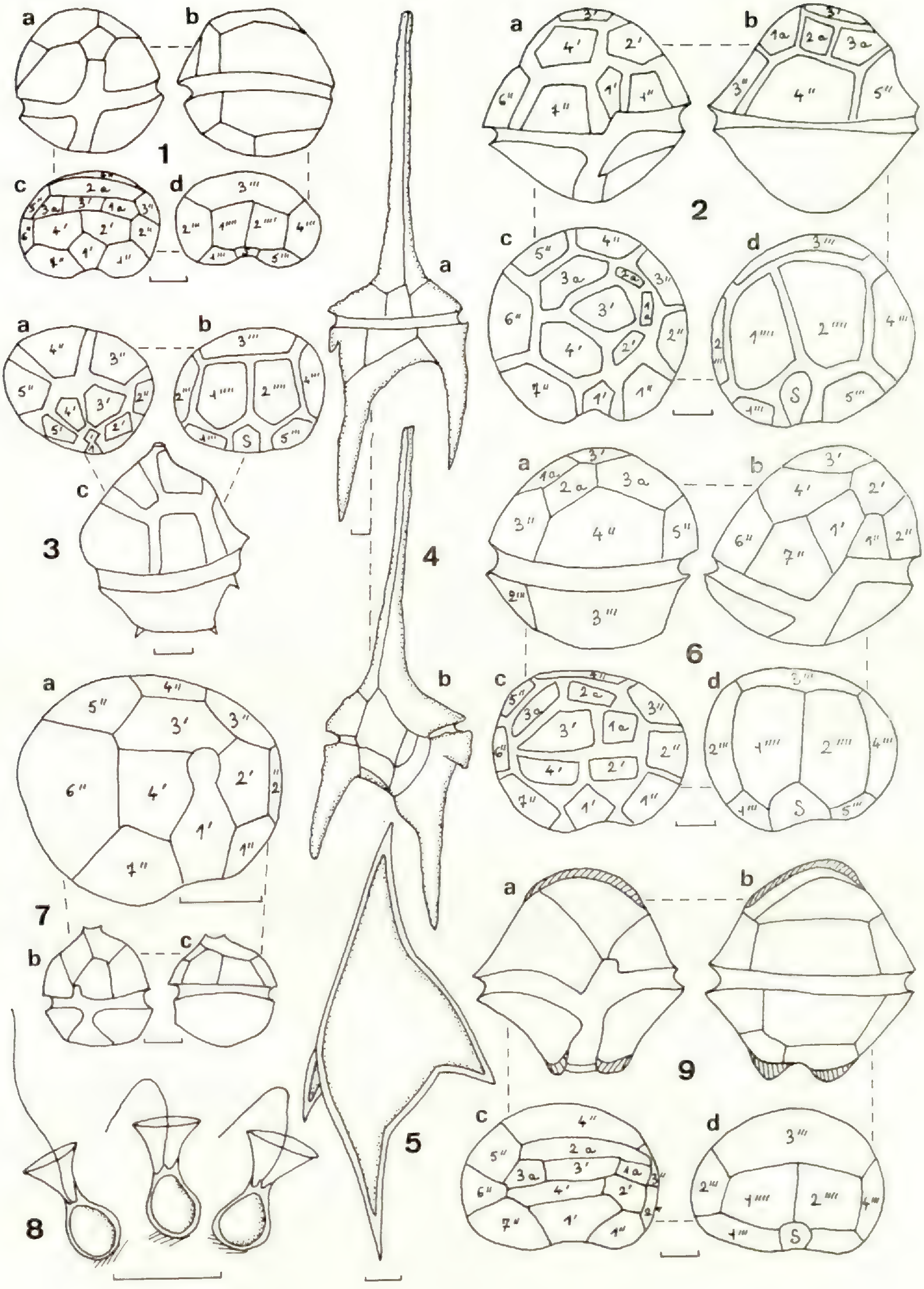


PLANCHE X

PLANCHE XI

1, *Phacus tortus* (Lemm.) Skw. ; 2, *Phacus longicauda* (Ehrbg.) Dujardin ; 3, *Phacus pyrum* (E.) Stein ; 4, *Euglena spirogyra* Ehrbg. ; 5, *Euglena oxyuris* Schmarda ; 6, *Euglena acus* Ehrbg. ; 7, *Phacus orbicularis* Hübner ; 8, *Lepocinclis salina* Fritsch ; 9, *Trachelomonas intermedia* Dangeard ; 10, *Trachelomonas crebea* (Kellicott) emend. Defl. ; 11, *Trachelomonas Woycikii* Koczwara ; 12, *Phacus curvicauda* Swir. ; 13, *Strombomonas verrucosa* var. *zmiewika* (Swir.) Defl. ; 14, *Trachelomonas hispida* var. *coronata* Lemm. ; 15, *Trachelomonas volvocina* Ehrbg. ; 16, *Trachelomonas hispida* (Perty) Stein emend. Defl. ; 17, *Trachelomonas woycikii* var. *pusilla* Drez.

(Échelle = 10 μm.)

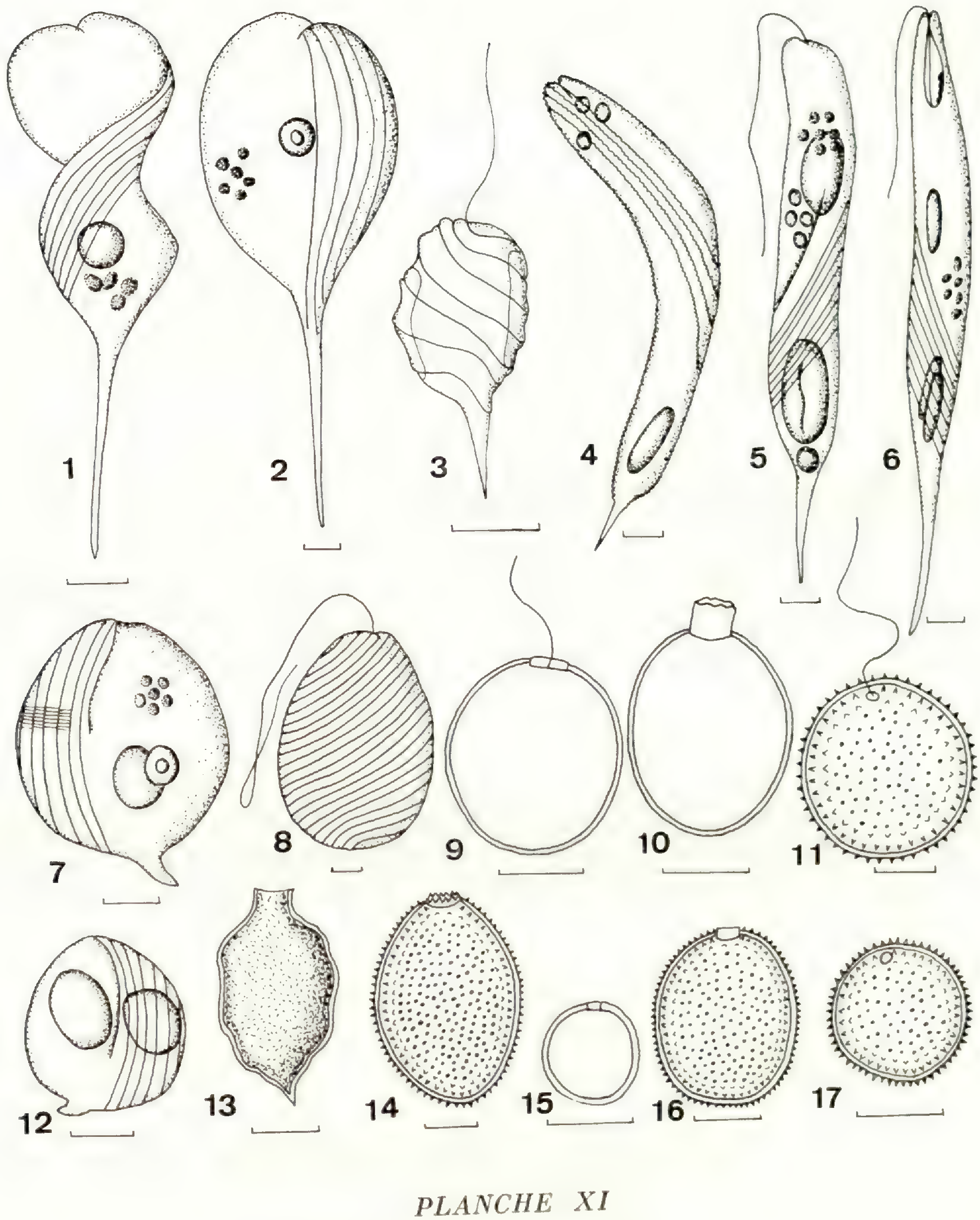


PLANCHE XI

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **1**, 1979,
section B, nº 4 : 329-354.

Biomasse et production du phytoplancton de la baie de Guanabara (État de Rio de Janeiro, Brésil) et du secteur océanique adjacent. Variations de mai à juillet 1978

par J. Sevrin-Reyssac, M. C. Machado, M. L. Motta Schutze, S. Gaspar Bibas, I. Costa de Lima, C. Araujo Lima et C. P. Esteves *

Abstract. — The quantitative evolution of phytoplankton was studied at 8 stations in the bay of Guanabara and at 2 stations in the oceanic waters. These two areas, and chiefly the bay, are characterized by a very important pollution. In the bay, the phytoplankton is exceptionally rich (often more than 10 million of cells/liter) and especially constituted with Cyanophyceae (until 45 million of filaments/liter) and with Diatoms (until about 27 million/liter). The *Cyclotella*, *Thalassiosira*, *Skeletonema* and *Nitzschia* are the most represented. Red waters, chiefly caused by the multiplication of a Chloromonadine (about 20 million of cells/liter) were observed. The concentrations of chlorophyll *a* are, very often, more than 20 mg m^{-3}. The maximum observed was 47,7 mg m^{-3}. Primary production is very high : until 1374 mg C m^{-3} day. The abundance of phytoplankton is characteristic of an eutrophic area.

In the oceanic waters, the phytoplankton is much sparser (generally less than 1 million of cells/liter and less than 1 mg m^{-3} of chlorophyll *a*).

Resumo. — Neste trabalho, pretendemos dar uma idéia da importância quantitativa do fitoplancton e de suas variações no espaço e no tempo em ambientes caracterizados por uma forte poluição.

As coletas foram feitas uma vez cada 10 dias, de maio a julho de 1978 em 8 estações localizadas na baía de Guanabara e em 2 estações distribuidas nas águas oceânicas na altura de Ipanema (estado de Rio de Janeiro, Brasil).

Na baía, são frequentes populações superiores aos 10 milhões de células/litro. As Cianofíceas que apresentam desinvolvimentos consideraveis (até 47 milhões de filamentos/litro) e as Diatomáceas que proliferam em toda a baía (cerca de 27 milhões de células/litro), constituem geralmente a parte principal da biomassa fitoplanctônica. As Diatomáceas pertencem principalmente aos generos *Cyclotella*, *Thalassiosira*, *Skeletonema* e *Nitzschia*.

Mesmo os Dinoflagelados que foram pouco representados na maioria das coletas, algumas vezes, tomaram uma importância muito grande (até 11 milhões/litro). Isto ocorreu, sobretudo, nos lugares mais calmos da baía, onde eles contribuiram para a formação de águas vermelhas. *Gonyaulax diacantha*, *Gonyaulax catenata* e *Prorocentrum micans* foram particularmente abundantes.

As condições naturais na baía (aguas calmas, quentes e muito poluidas) são propicias ao aparecimiento de águas vermelhas. Essas condições favorecem a pululação de um fitoflagelado do grupo das Chloromonadinas cuja concentração foi aproxidamente de 20 milhões de células/litro. Foram sobretudo esses organismos e não os Dinoflagelados, que provocaram o aparecimento das águas vermelhas durante o período de estudo.

As concentrações em clorofila *a* são muito altas, sobretudo no norte da baía, onde elas excedem muitas vezes 20 mg m^{-3}. O valor maximo (47,7 mg m^{-3}) correspondeu as águas vermelhas.

* J. Sevrin-Reyssac : *Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cédex 05, France.*
M. C. Machado *et al.* : *Universidade Santa Úrsula, C. P. 16086, Rio de Janeiro, R. J. Brasil.*

A importância das populações de fitoplancton também aparece nos resultados das medidas da produção primária (método do 14 C « in situ ») obtidos na baía de Botafogo. Embora essas águas sejam as menos ricas de toda a baía, a produção primária é muito alta : medias mensais superiores à 600 mg C m^{-3} dia. O valor maximo observado foi de 1374 mg C m^{-3} dia. Nós os consideramos como caracteristicos de meios transformados.

Além de sua grande abundância, o fitoplancton da baía é também caracterizado por uma forte variabilidade quantitativa no espaço e no tempo. Essa particularidade aparece tanto nos resultados das numerações celulares quanto nos de dosagens da clorofila *a*.

As populações são menos densas na estações proximas à saida da baía do que naquelas situadas no interior, mas observe-se também, frequentemente, grandes diferenças entre estações vizinhas. Essa variabilidade se explica por condições muito variaveis do meio, segundo os lugares da baía (submetidos as causas de poluição de natureza diferente). Com relação as variações temporais, observa-se que a sua amplitude aumenta da entrada da baía em direção de sua parte mais interna.

A abundância consideravel das células na baía pode ser considerada como característica de uma região eutrófica.

No setor oceânico situado na altura de Ipanema, a densidade do fitoplancton é bem menor que na baía. Na maioria das amostras, ela não excede 1 milhão de células/litro. Frequentemente, as Cianofíceas têm uma importância semelhante. Os Flagelados, entre os quais encontraram-se alguns Chloromonadinas, e as Diatomáceas, são os principais constituintes do fitoplancton. As proliferações, bem mais fracas que na baía, apareceram sobretudo ao nivel inferior da camada eufótica (até 8,6 milhões de filamentos/litro para as Cianofíceas e até 3,8 milhões de células/litro para as Diatomáceas). Na estação mais submetida à influência do esgoto, o desinvolvimento do fitoplancton não foi mais importante de que na estação mais distante.

Os Dinoflagelados foram raros em todas as amostras.

As concentraçoes de clorofila *a* são muito fracas, comparadas com as da baía (menos de 1 mg m^{-3}).

Apezar das influências de naturezas variadas e que não podem ser separadas (esgoto de Ipanema, baía de Guanabara, lagoa de Freitas), as populações fitoplanctonicas não parecem ter sido modificadas.

Introduction

Nous exposerons ici les premiers résultats du travail entrepris par l'Université Santa Úrsula de Rio de Janeiro sur le phytoplancton d'une zone littorale soumise à une intense pollution. Seul l'aspect quantitatif sera envisagé. Les aspects qualitatif, dynamique (étude des indices de diversité spécifique) ainsi que les caractéristiques biogéographiques du phytoplancton de cette région feront l'objet d'un travail ultérieur.

Dans le cadre de cette étude, nous nous intéresserons au développement des populations végétales dans l'espace et le temps, en rapport avec un milieu dont les caractéristiques naturelles ont été profondément modifiées par suite d'une forte pollution d'origine industrielle et domestique. L'étude du phytoplancton est particulièrement importante dans de telles zones car les organismes qui le composent ont la capacité de concentrer les polluants (Yoshida, 1973), ou de les retenir par phénomène d'adsorption, lorsqu'il s'agit d'hydrocarbures par exemple (Marchand et Duursma, 1975).

La baie de Guanabara, très riche sur le plan ichtyologique (Sciaenidae, Carangideae, Engraulidae, Clupeidae), est le siège d'une pêche active. La présence, surtout en été, d'abondantes populations de sardines, contribue à en faire un secteur de premier plan du point de vue économique. Or, l'alimentation des sardines étant, en partie, constituée de phytoplancton, on comprend l'importance de ces végétaux, non seulement comme maillon essen-

tiel dans la chaîne alimentaire mais aussi comme moyen de transfert, vers des organismes directement consommables par l'homme, de matières toxiques diverses. Selon les estimations faites à Rio de Janeiro par la FEEMA (Fundação estadual de Engenharia do Meio ambiente), 14 tonnes de substances hautement toxiques seraient déversées chaque jour dans la baie. Celle-ci aurait ainsi la plus forte concentration connue en mercure.

Méthodologie

Les méthodes utilisées étant classiques, nous n'en parlerons que très brièvement.

Numérations des cellules : Les comptages ont été faits au microscope inversé (méthode d'Utermöhl) à l'aide de cuves à sédimentation de 10 ml. En raison de la richesse des eaux en phytoplancton et de la grande quantité de matière détritique dans la baie de Guanabara, il a été nécessaire de diluer, à l'eau distillée, les échantillons d'eau de mer (fixés au formol) destinés aux comptages. Pour les échantillons provenant de la baie, le volume d'eau de mer était inférieur à 1 ml. Dans les eaux océaniques, beaucoup moins riches, le volume a été plus important (jusqu'à 2 ou 3 ml).

Mesure des pigments : Aux stations de la baie, filtration de 1 à 2 litres sur filtre en fibre de verre Whatman GF/C. Dans les eaux océaniques, la quantité d'eau filtrée a été de 3 à 5 litres. Traitement du filtre à l'acétone après broyage et centrifugation de l'extrait pendant 10 à 15 minutes à 4 000 rotations/m. Calcul des concentrations en chlorophylle *a*, sans acidification, à l'aide des formules préconisées par le groupe de travail international de l'UNESCO (Anonyme, 1966).

Mesure de la production primaire : Les flacons utilisés, d'une contenance de 250 ml, ont été placés pour l'incubation, en surface et au niveau inférieur de la couche euphotique, c'est-à-dire généralement au fond (5 m). Marquage avec 0,5 ml d'une solution de ^{14}C ayant une activité de 7,18 μ C/ml. Cette expérience a eu lieu dans la baie de Betafogo (station DW 5). L'incubation débutait entre 9 et 10 h pour se terminer entre 13 et 14 h. Cette durée de quatre heures paraît suffisante, surtout dans les eaux chaudes et très polluées où il est préférable de ne pas augmenter encore l'action des bactéries à l'intérieur des flacons en prolongeant l'expérience. Filtration dès le retour au laboratoire, soit moins de 1 heure après la récupération des flacons, sur membranes filtrantes de 0,45 μ de porosité.

Les comptages des filtres ont été faits à l'Institut océanographique de Paris, en scintillation liquide [1].

I. PRINCIPALES CARACTÉRISTIQUES DES MILIEUX ÉTUDIÉS

Les deux régions sur lesquelles porte ce travail, baie de Guanabara et secteur océanique au large d'Ipanema (fig. 1), sont très voisines mais les conditions du milieu y sont fondamentalement différentes.

1. Nous remercions bien sincèrement Mme Joseph d'avoir accepté de se charger de ces comptages.

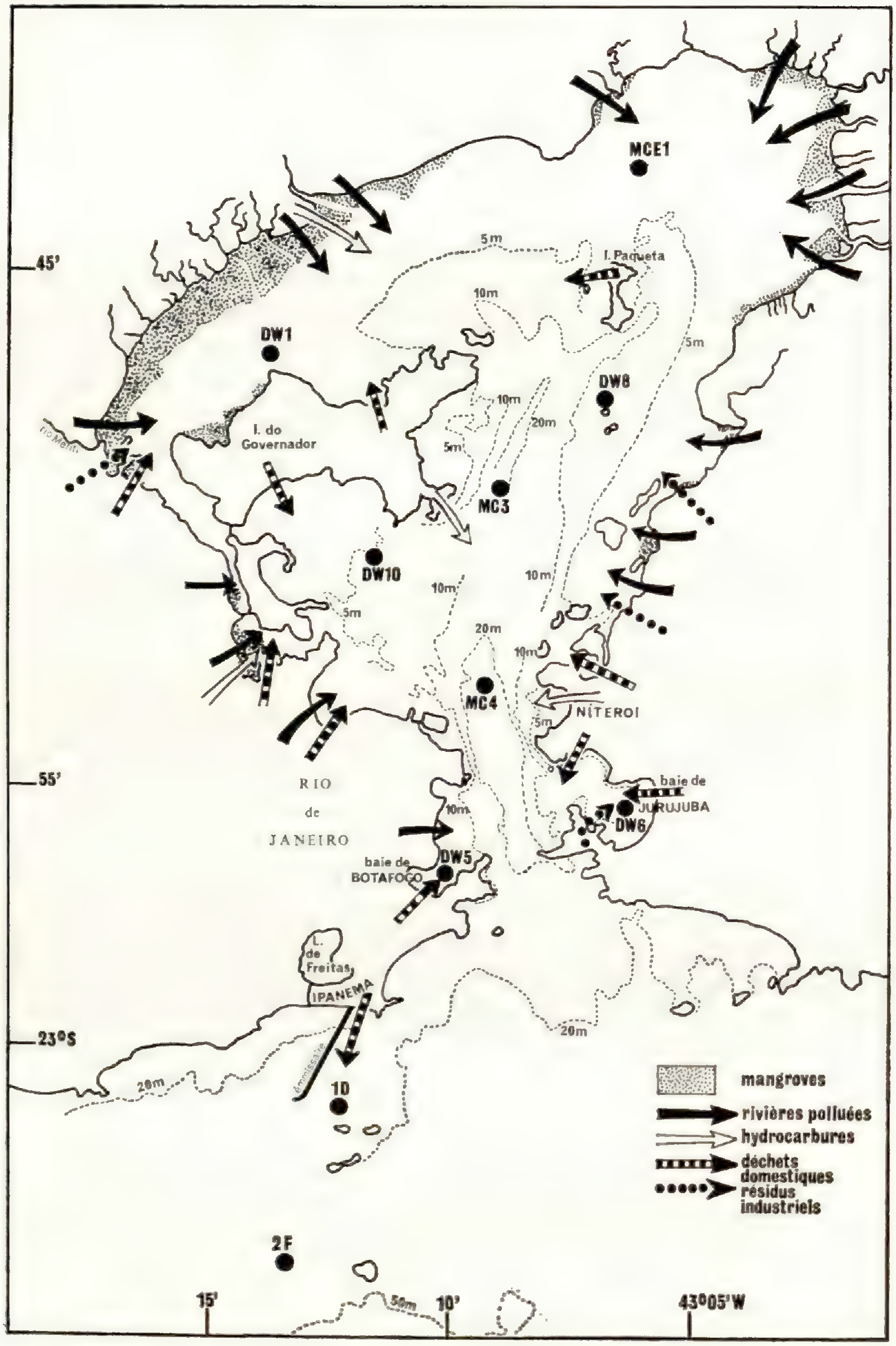


Fig. 1. — La baie de Guanabara et le secteur océanique voisin. Position des points d'observations et principales sources de pollution (d'après les informations fournies par la FEEMA).

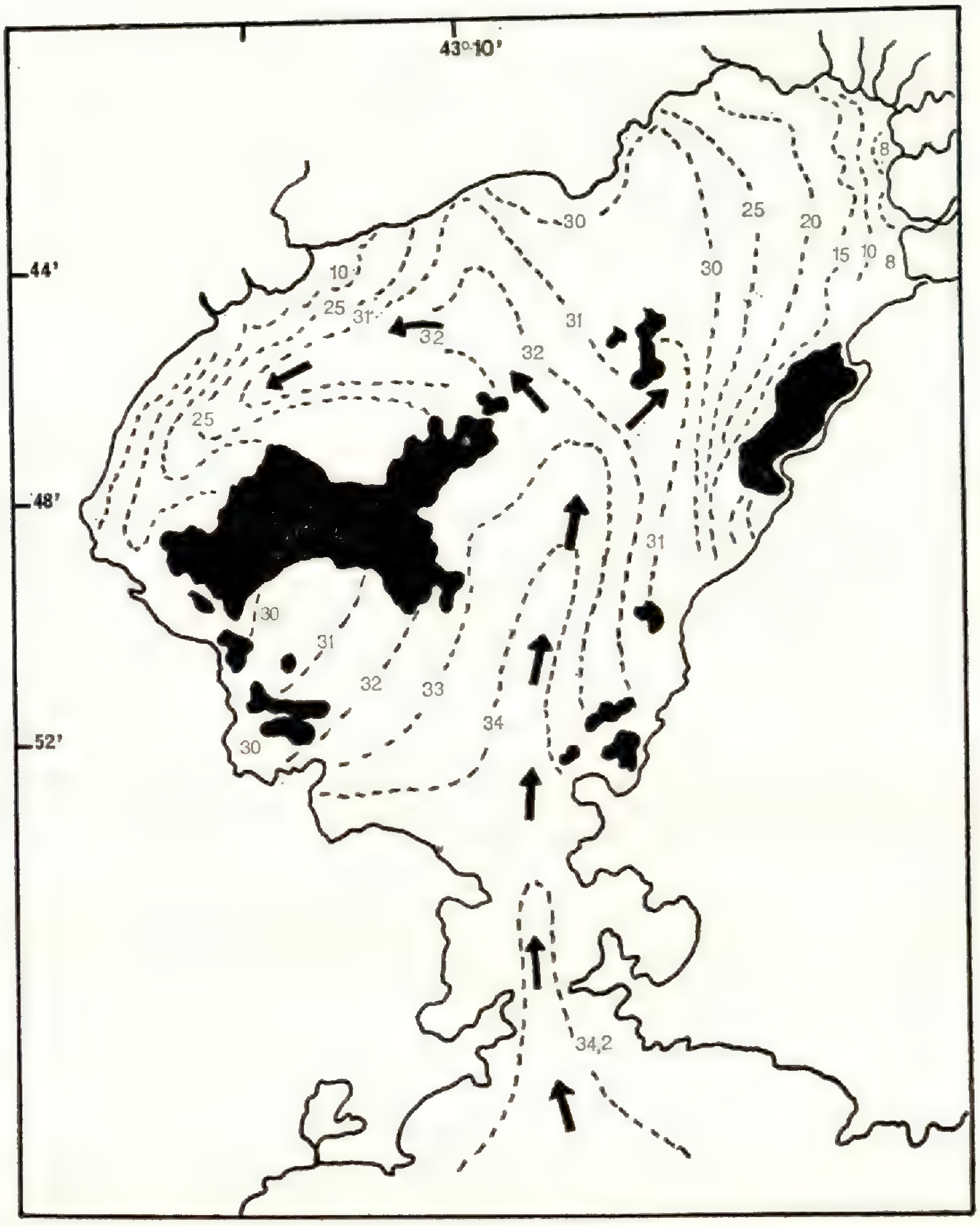


Fig. 2. — Isohalines superficielles d'après Oliveira (1950) et direction du courant dans la baie de Guanabara. Ces courbes s'incurvent vers la mer pendant la marée descendante, vers la terre pendant la marée montante. Elles sont profondément modifiées en période de pluies. Les flèches indiquent la direction du courant qui entre dans la baie avec les eaux les plus salées.

A. — Baie de Guanabara

Avec une superficie de 400 km² et une profondeur maximale de 54 m, cette baie constitue un ensemble isolé des influences extérieures car elle ne communique avec l'océan que par une entrée de 1 600 m de large. Son diamètre nord-sud est de 26 km, le diamètre est-ouest de 28 km. Elle reçoit une dizaine de rivières non périodiques qui lui apportent des alluvions et diluent ses eaux. Voisine de 34 ‰ dans le sud de la baie (c'est-à-dire près de son entrée), la salinité est beaucoup plus basse dans la partie nord qui est occupée par des eaux saumâtres et bordée par des mangroves (fig. 1 et 2). L'amplitude des marées est faible (0,5 à 1,3 m) ce qui contribue à faire de la baie un secteur où les eaux sont relativement peu renouvelées.

La vitesse du courant de marée est de 0,5 à 1,5 nœud à l'entrée de la baie. Vers le nord, dans les parages de l'île de Paqueta (fig. 1), elle est de 0,3 à 0,6 nœud.

La figure 2, empruntée à Oliveira (1950), donnera une idée d'ensemble des conditions halines dans la baie. Les courbes isohalines ont été établies à partir d'un grand nombre de mesures faites à des saisons différentes.

Dans notre travail, les prélèvements de plancton et les observations hydrologiques ont été faits en 8 points (fig. 1) dont l'emplacement a été choisi de telle sorte qu'ils soient le plus possible représentatifs de toutes les conditions qu'on peut rencontrer dans l'ensemble de la baie. Les sorties ont eu lieu à raison d'une tous les 10 jours environ, pendant une saison qui correspond à l'automne et au début de l'hiver austral.

Voici les principales caractéristiques du milieu à ces huit stations (fig. 1, 2 et 3) :

Stations DW 5 et DW 6 : Ce sont les plus proches de l'océan. La première se trouve dans la baie de Botafogo, la seconde dans la baie de Jurujuba. La profondeur est de 5 m. Les salinités ont été de 33,06 à 34, 73 ‰ à la station DW 5. Elles sont un peu plus basses dans la baie de Jurujuba. Les températures subissent peu de changements : de 23 à 23,5°C au mois de mai, elles ont été voisines de 22°C en juin et juillet. Les concentrations en oxygène dissous ont été, le plus souvent, comprises entre 3,5 et 4,5 ml/l avec un maximum en juillet atteignant 7 ml/l à la station DW 6. Les teneurs en phosphates ont été de 0,20 à 0,60 μg at/l, les valeurs les plus élevées ayant été trouvées à la station DW 6. Compte tenu de la faible profondeur, l'ensemble de la couche d'eau est éclairé. La pollution est surtout due à des égouts dans la baie de Botafogo. Quant à la baie de Jurujuba, outre les déchets domestiques, elle reçoit aussi des résidus industriels et, en particulier, des hydrocarbures. Ces deux secteurs ne sont pas directement soumis à l'influence de rivières.

Stations MC 4 et MC 3 : Ces deux stations se situent dans l'axe nord-sud de la baie, face au goulet de sortie. C'est sur cet axe surtout que se manifeste l'onde de flot (fig. 2) par suite de profondeurs plus importantes : 20 m à ces deux points. Les observations ont eu lieu en surface et au fond de la couche euphotique déterminé à partir de la profondeur de disparition du disque de Secchi (d = 2,5 S). Les salinités étaient plus fortes au fond de la couche euphotique (jusqu'à 35,28 ‰) qu'en surface (31,87 à 33,91 ‰) par suite de la présence d'eaux marines sous-jacentes aux eaux saumâtres superficielles en raison de leur plus forte densité. La salinité est, en moyenne, un peu plus faible à la station MC 3 par suite de sa position plus interne. Les températures de surface, supérieures à 24°C en mai, ont été de 22 à 22,5°C en juin et juillet. La différence entre les 2 niveaux étudiés a été en général inférieure à 1°C. Les concentrations en oxygène dissous sont de 3 à 4 ml/l. Elles sont plus élevées en juin et juillet. Maximum observé : 7 ml/l à la station MC 3. Les concentrations en phosphates sont un peu plus élevées au point MC 3 (0,34 — 0,40 μg at/l) qu'au point MC 4 (de l'ordre de 0,25 μg at/l). Les teneurs moyennes sont peu différentes aux deux niveaux. L'épaisseur de la couche éclairée a été de 5 à 6 m. Les eaux sont polluées par des hydrocarbures, des résidus de l'industrie chimique, des égouts ou rivières polluées.

Station DW 8 : Elle est située au sud de l'île de Paqueta, au-dessus de fonds de 10 m. Les conditions du milieu y sont très proches de celles du centre de la baie mais les salinités sont plus basses et très variables : de 23,33 à plus de 32 ‰. Les eaux sont également polluées par des hydrocarbures et des égouts.

Stations MCE 1 et DW 1 : Nous sommes ici dans la partie la plus septentrionale de la baie sur des fonds inférieurs à 5 m. Par suite de l'arrivée de nombreuses petites rivières, la salinité est très faible, les minima se rencontrant à la station MCE 1 : de 28 à 29,5 ‰, en moyenne. On constate, par ailleurs, de fortes variations dans le temps : de 26,98 à 31,75‰ au point DW 1 pendant la période de nos observations. Les températures, qui sont de l'ordre de 24°C au mois de mai, tombent ensuite à 21-22°C. A la station DW 1, les teneurs en oxygène dissous présentent de fortes variations temporelles : de 1,05 à 9,24 ml/l. On note aussi, dans ces parages, des concentrations en phosphates plus élevées que dans le reste de la baie (maxima compris entre 0,75 et 1,07 μg at/l). Les eaux se caractérisent par une grande quantité de matière en suspension. La transparence est donc très faible. L'épaisseur de la couche euphotique est, en général, voisine de 5 m. Cette partie de la baie est soumise à une pollution particulièrement importante : égouts, résidus industriels (métallurgie, industries chimique, alimentaire, pharmaceutique, textile, industrie du caoutchouc), hydrocarbures, déversement de rivières très polluées. Signalons en outre qu'à plusieurs reprises nous avons constaté, surtout dans le secteur situé au nord de l'île do Governador (fig. 1), la présence, parfois en grande quantité, de la phanérogame flottante *Eichhornia* (Pontederiaceae) qui arrivait dans la baie entraînée par les eaux des rivières. Malgré son état de pollution, toute la zone nord-ouest de la baie est le siège d'une pêche intense.

Station DW 10 : Située au-dessus de fonds de 5 m, au sud de l'île do Governador, cette station est dans un secteur également très fréquenté par les pêcheurs. Plus proches de l'entrée de la baie, les eaux ont une salinité moins basse (> 30‰). C'est ici qu'ont été trouvées les concentrations maximales d'oxygène dissous pour l'ensemble de la baie de Guanabara : jusqu'à 11,08 ml/l à la fin du mois de juin. Comme on le verra plus loin, cette forte concentration correspondait à un phénomène d'eaux rouges. Les teneurs en phosphates sont élevées par rapport aux autres stations : jusqu'à 1,53 μg at/l le 12 mai. La couche euphotique est peu épaisse. En général, elle est de l'ordre de 3 m. Comme dans le nord de la baie, les eaux sont ici fortement polluées : égouts, résidus industriels (métallurgie, industrie du cuir, minerais non métalliques).

Importance de la matière en suspension

Une estimation de la quantité totale de matière en suspension dans l'eau a été faite à partir des prélèvements effectués au mois de mai (filtration d'un certain volume d'eau sur filtre en fibres de verre dont l'indice de rétention était supérieur à 100, ce qui signifie que des particules inférieures à 5 μ peuvent être retenues efficacement).

Les résultats varient beaucoup suivant les stations. Les minima correspondaient aux stations DW 5 et DW 6 avec respectivement 5,6 et 7,2 mg/l (poids de matière sèche). Dans la partie axiale de la baie (stations MC 4 et MC 3), les valeurs sont voisines de 10 mg/l. Elles sont plus importantes dans la partie nord (stations MCE 1 et DW 1) et atteignent un maximum de 27 mg/l au point DW 10.

B. — Secteur océanique au large d'Ipanema

Sur cette partie de la côte brésilienne, la circulation océanique est caractérisée par un courant qui se dirige vers le sud-ouest. C'est le courant du Brésil, continuation du courant sud-équatorial qui atteint la côte brésilienne au niveau du cap São Roque (Signorini, 1976). Dans cette région, on peut distinguer quatre masses d'eau (Moreira, 1976) :

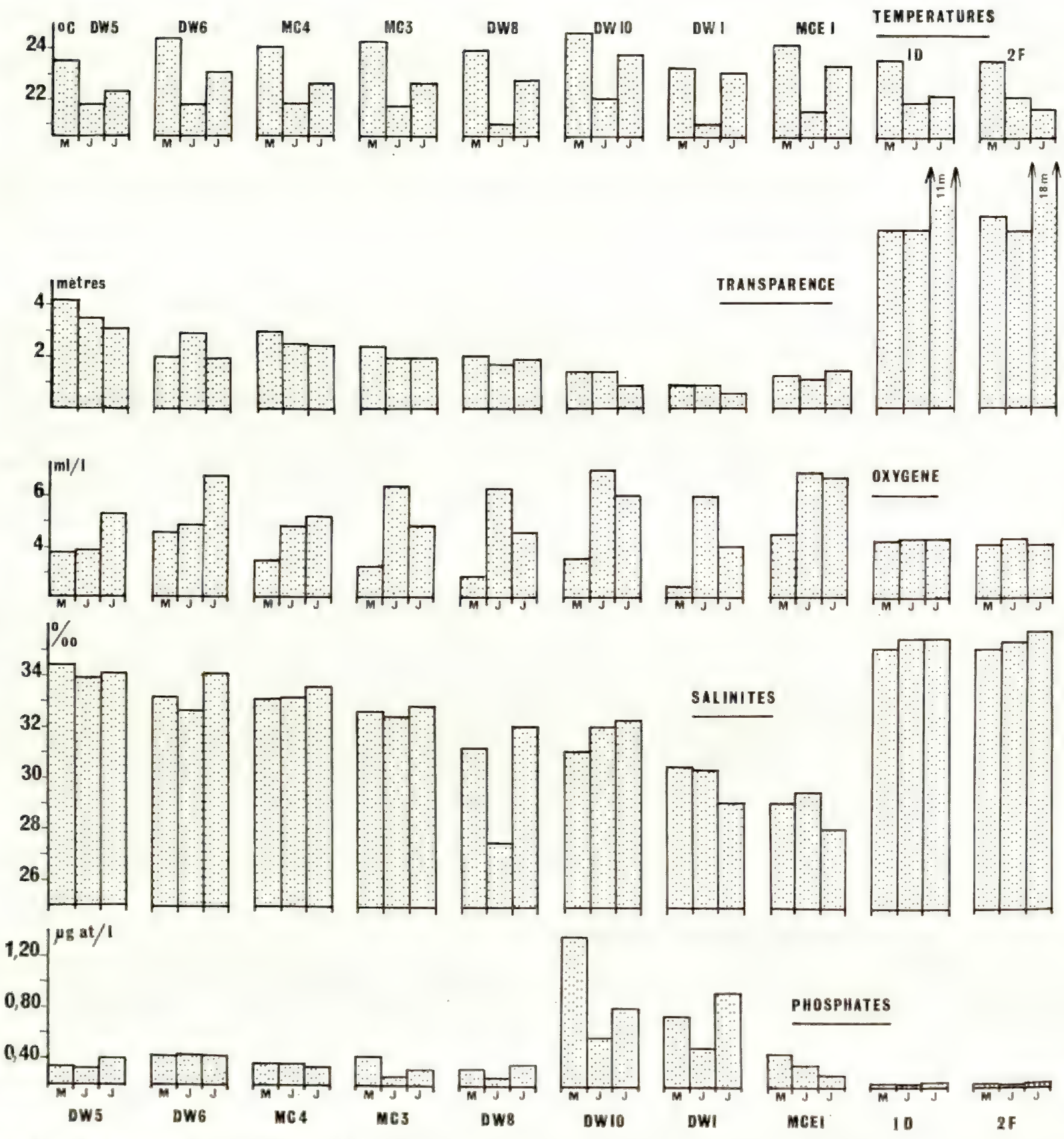


FIG. 3. — Moyennes mensuelles de quelques paramètres physico-chimiques aux huit stations étudiées dans la baie de Guanabara et aux deux stations au large d'Ipanema de mai à juillet 1978. Résultats se rapportant aux eaux de surface. Pour la transparence, nous indiquons la profondeur de disparition du disque de Secchi.

— les eaux tropicales (S : > 36 ‰, T : > 20°C) qui sont celles du courant du Brésil ;

— les eaux sub-tropicales (S : 35-36 ‰, T : 10-20°C) sous-jacentes aux eaux tropicales et de direction Nord ;

— les eaux côtières (S : < 35 ‰, T : > 20°C) formées près du rivage par un mélange avec les eaux douces venant du continent ;

— les eaux de plate-forme (S : 35-36 $^{o}/_{oo}$, T : > 20°C) formées sur le plateau continental par mélange des eaux tropicales, sub-tropicales et côtières.

Au large de Rio de Janeiro, on ne constate pas, comme plus au nord dans les parages du Cabo Frio, de phénomènes d'upwelling.

Deux stations ont été étudiées dans cette zone afin de pouvoir juger si les rejets du grand égout sous-marin d'Ipanema (fig. 1) n'entraînaient pas un développement plus intense du phytoplancton. Prenant en compte les conseils donnés par le personnel de la FEEMA, nous avons déterminé l'emplacement de ces stations de telle sorte que l'une se situe dans la zone atteinte par les influences de l'égout (station 1D), l'autre étant plus au large, donc moins soumise à la pollution. Cette dernière (station 2F) sera considérée comme point de référence. Les caractéristiques hydrologiques de ces deux stations étant très semblables, elles ne seront pas considérées séparément comme nous l'avons fait pour celles de la baie. La seule différence concerne la transparence, plus importante à la station 2F. L'épaisseur moyenne de la couche euphotique est en effet de 26 m à cette dernière station au lieu de 18 m au point 1D. La quantité de matière en suspension est, évidemment, beaucoup plus faible que dans la baie (< 5 mg/l). Les observations ont été faites en surface et au niveau inférieur de la couche euphotique.

La salinité est de 35 à 35,5 $^{o}/_{oo}$ en surface. Elle est généralement un peu plus élevée dans la couche sub-superficielle. La présence de cette nappe de couverture de faible salinité ne peut être imputable qu'à une arrivée d'eau de la baie de Guanabara. Les températures ont varié entre 23 et 24°C en mai. Elles sont voisines de 22°C en juin et juillet. Au fond de la couche euphotique, elles sont de 2°C environ plus basses au point 2F. La différence est plus faible à l'autre station (< 1°C) puisque la couche euphotique est plus mince et que, par conséquent, le prélèvement effectué à son niveau inférieur est moins profond. On peut donc considérer que ces eaux ont les caractéristiques d'eaux de plate-forme telles qu'elles ont été définies plus haut (mélange d'eaux côtières, tropicales et sub-tropicales). L'influence côtière est plus ou moins sensible suivant l'état de la marée, la force et la direction des courants locaux. Les concentrations en oxygène dissous ont une valeur moyenne proche de 5 ml/l en surface. Elles sont un peu plus faibles en profondeur. L'importance des phosphates est ici bien moindre que dans la baie. Comprise entre 0,20 et 0,25 µg at /l, elle est la même aux deux stations et on ne constate pas non plus de différences entre les deux niveaux étudiés. La pollution est due, en partie, aux apports de l'égout sous-marin d'Ipanema, à l'influence de la lagune de Freitas qu'un canal relie à l'Océan (fig. 1), mais aussi à une arrivée d'eau de la baie de Guanabara.

II. LE PHYTOPLANCTON

Les estimations quantitatives de phytoplancton consistent ici en comptages de cellules sédimentées, en dosages de la chlorophylle *a*, et en mesures de la production primaire « in situ » par la méthode du 14C. Nous examinerons successivement les résultats obtenus par ces différentes méthodes, d'une part dans la baie, d'autre part dans les eaux océaniques, au large d'Ipanema.

A. — Baie de Guanabara

1. Numérations des cellules

Pour la présentation des résultats quantitatifs, les organismes du phytoplancton seront séparés en quatre grands groupes : Cyanophycées, Diatomées, Dinoflagellés, Flagellés (autres que les Dinoflagellés).

Cyanophycées

La possibilité d'adaptation de ces algues à tous les milieux leur permet souvent d'acquérir une très grande luxuriance en eaux douces et en mer. Leur physiologie a fait l'objet de nombreux travaux.

L'importance quantitative des Cyanophycées est considérable dans la baie de Guanabara, surtout dans la partie nord (fig. 4). On les trouve fréquemment à raison de plusieurs dizaines de millions de filaments/litre. Elles ont été particulièrement abondantes en mai et juin (40 à 45 millions de filaments/litre). Aux stations proches de l'entrée de la baie, les populations sont toujours moins denses (< 4 millions de filaments/litre). Malgré d'assez fortes variations quantitatives dans l'espace et le temps, les Cyanophycées sont restées très abondantes dans l'ensemble de la baie pendant les trois mois étudiés (fig. 4).

Aux stations MC3 et MC4, où les comptages ont aussi été faits au niveau inférieur de la couche euphotique (tabl. I), les résultats montrent qu'en profondeur, soit entre 5 et 10 m, les effectifs sont, le plus souvent, moins importants (jusqu'à 10 fois moins). La variabilité horizontale dans la répartition de ces organismes s'accompagne donc d'une variabilité verticale.

Tableau I. — Effectifs moyens mensuels (en millions de filaments/litre) des Cyanophycées en surface et au niveau inférieur de la couche euphotique à deux stations de la baie de Guanabara.

Station		Moyenne mai	Moyenne juin	Moyenne juillet
MC3	Surf.	1,2	23,8	5,1
	Prof.	6,0	7,7	5,6
MC4	Surf.	3,0	16,1	13,6
	Prof.	1,8	3,7	3,2

Contrairement à ce qui a été observé dans certaines autres régions littorales tropicales : Madagascar (Sournia, 1968), Côte d'Ivoire (Reyssac, 1970), où l'importance des Cyanophycées ne devient considérable que dans l'intervalle des poussées de Diatomées, les proliférations de Cyanophycées et de Diatomées sont ici simultanées.

Diatomées

Elles ont formé des peuplements très denses à toutes les stations (fig. 4). De fortes multiplications (> 5 millions de cellules/litre) ont été observées dans l'ensemble de la baie,

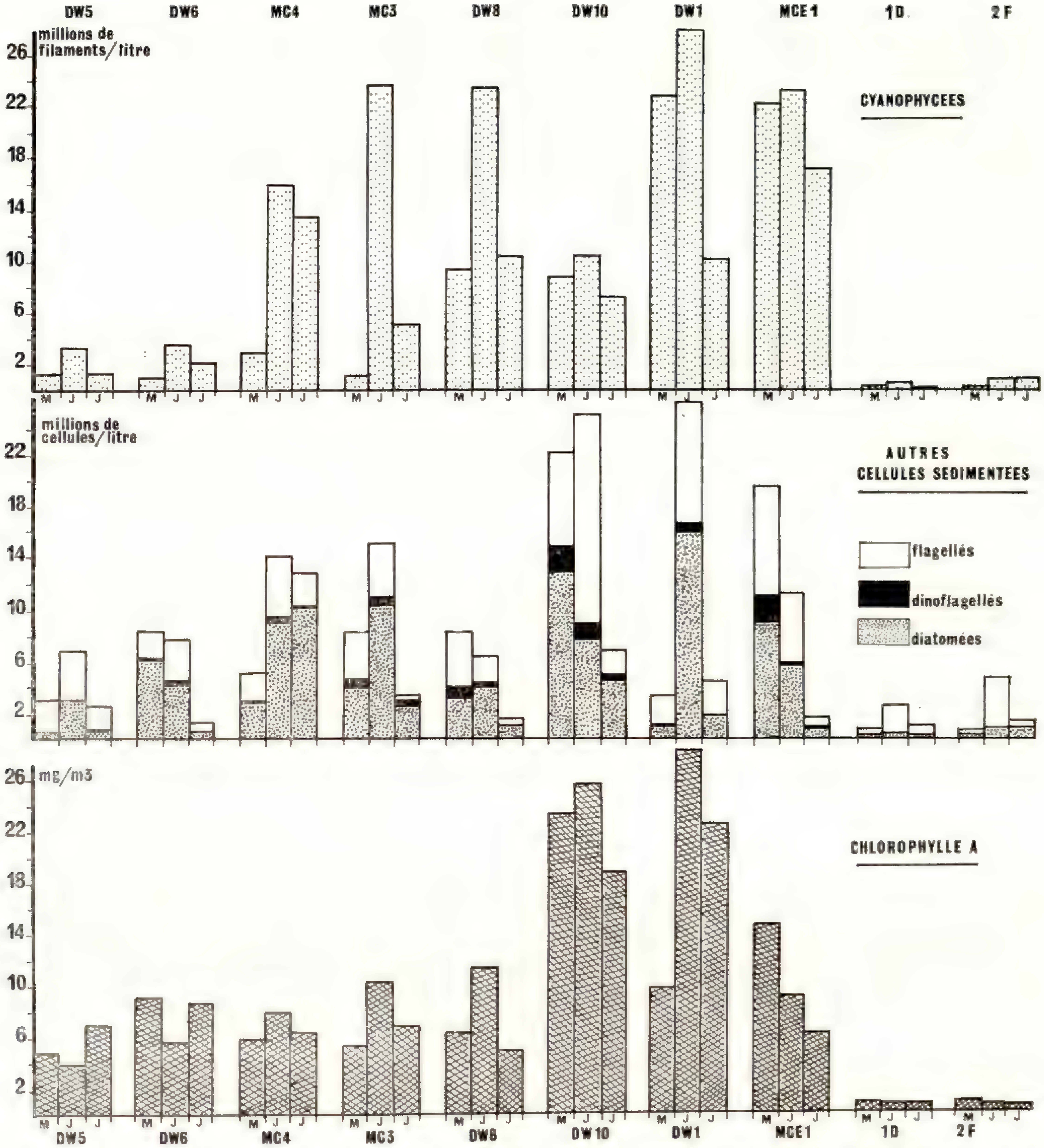


FIG. 4. — Moyennes mensuelles des effectifs des principaux groupes composant le phytoplancton ainsi que de la chlorophylle *a* aux huit stations étudiées dans la baie de Guanabara et aux deux stations au large d'Ipanema de mai à juillet 1978 (eaux de surface).

particulièrement dans le nord, aux stations MCE 1 et DW 1 (près de 27 millions de cellules/litre). Comme les Cyanophycées, les Diatomées sont moins abondantes vers la sortie de la baie mais leur nombre reste tout de même supérieur à 1 million de cellules/litre. Des proliférations de l'ordre de 10 millions de cellules, comme celle qui a eu lieu le 2 mai dans l'anse de Jurujuba (station DW 6), paraissent exceptionnelles dans cette partie de la baie.

Comme pour les Cyanophycées, on constate aussi de fortes variations quantitatives

dans l'espace et le temps, les variations temporelles étant différentes d'une station à l'autre.

Nous avons indiqué, dans le tableau III, les principales espèces responsables des « blooms » ainsi que l'importance de leurs effectifs. Certaines de ces espèces, tout en présentant parfois de fortes proliférations très localisées, se rencontraient aussi dans la grande majorité des prélèvements, pendant les trois mois étudiés, mais à raison d'un plus petit nombre de spécimens. Parmi elles, il faut citer *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve, espèce côtière cosmopolite, déjà signalée comme très abondante dans la baie par FARIA et CUNHA (1917), mais ces auteurs n'avaient fait aucune numération.

De mai à juillet 1978, le développement le plus intense se situait dans l'anse de Jurujuba, au mois de mai, avec plus de 5 millions de colonies/litre (tabl. III).

On connaît l'importance de cette Diatomée dans la chaîne alimentaire marine puisqu'elle est consommée par les larves de nombreuses espèces de poissons. On sait également que des actions antibiotiques peuvent s'exercer à partir d'organismes phytoplanctoniques vis-à-vis des bactéries. SIEBURTH et PRATT (1962) ont ainsi mis en évidence, dans les eaux littorales, un facteur anticoliforme libéré dans le milieu lors des poussées de *Skeletonema costatum*. Dans les eaux fortement polluées et riches en coliformes de la baie de Guanabara, cette particularité mérite d'être signalée et pourrait faire l'objet d'une recherche particulière.

Parmi les autres espèces, communes dans l'ensemble de la baie et présentant parfois de forts développements localisés, il faut mentionner *Cyclotella meneghiniana* Kützing et *Cyclotella striata* (Kützing) Grunow, espèces très tolérantes vis-à-vis des conditions de salinité et même adaptées aux eaux saumâtres. Elles ont été signalées en plusieurs points de la côte brésilienne et notamment dans la région lagunaire de Cananeia, un peu plus au sud (25ºS) par TEIXEIRA et KUTNER (1961).

Des Diatomées appartenant au genre *Cyclotella* sont présentes dans presque tous les prélèvements. Nous avons pu en dénombrer jusqu'à 13 millions/litre. Dans les comptages au microscope inversé, les conditions d'observation ne permettent pas toujours de distinguer les *Cyclotella* d'autres Diatomées ayant à peu près le même diamètre valvaire et qui appartiennent au genre *Thalassiosira*. Ces dernières, bien que très fréquentes, paraissent cependant moins abondantes que les *Cyclotella*.

D'autre part, *Nitzschia closterium* W. Smith, *Nitzschia* sp., *Rhizosolenia fragilissima* Bergon et *Chaetoceros simplex* Ostenfeld sont abondantes dans de très nombreuses récoltes.

Bien que ce travail n'ait pas un caractère qualitatif, comme cela a déjà été mentionné, nous ajoutons cependant que la variabilité dans la répartition spatiale des Diatomées sur le plan quantitatif se retrouve également sur le plan qualitatif. En effet, si l'on examine la succession des principales espèces dans le temps en chaque point de la baie, on voit qu'à la même date les espèces responsables des « poussées » sont différentes d'une station à l'autre. Les populations sont constituées d'une série d'espèces dominantes qui se succèdent dans un ordre différent suivant les secteurs. Ceci n'est d'ailleurs pas surprenant dans la baie de Guanabara où les conditions du milieu, surtout en ce qui concerne la nature de la pollution (fig. 1), sont très hétérogènes. La répartition par taches de « poussées » composées d'espèces différentes semble ici plus imputable à l'influence de substances différentes rejetées dans le milieu qu'à des variations de température ou de salinité.

Si les Diatomées prolifèrent dans l'ensemble de la couche éclairée, leur répartition quantitative présente toutefois une forte hétérogénéité verticale (tabl. II). Au fond de la

couche euphotique (stations MC 3 et MC 4), les effectifs dépassent 1 million de cellules/litre et des multiplications atteignant 6 à 7 millions de cellules y ont été rencontrées. Toutefois, les Diatomées sont beaucoup moins abondantes qu'en surface où elles peuvent constituer des populations de 5 à 10 fois plus importantes que celles de la couche sub-superficielle. Cette inégale répartition semble aller de pair avec la stratification hydrologique.

Pour ces organismes, qui constituent avec les Cyanophycées l'essentiel de la biomasse phytoplanctonique dans la baie, on constate donc une multiplication massive dans l'ensemble du secteur et dans toute la couche euphotique mais aussi une forte hétérogénéité dans le temps et l'espace.

Tableau II. — Effectifs moyens mensuels (en millions de cellules/litre) des Diatomées en surface et au niveau inférieur de la couche euphotique à deux stations de la baie de Guanabara.

Station		Moyenne mai	Moyenne juin	Moyenne juillet
MC3	Surf.	3,9	10,4	2,6
	Prof.	9,4	4,0	2,9
MC4	Surf.	2,7	9,0	10,2
	Prof.	2,5	3,2	1,0

Dinoflagellés

Dans la majorité des prélèvements, ces organismes sont faiblement représentés si on les compare aux Diatomées (fig. 4), mais leur importance est cependant devenue considérable, à certaines époques puisqu'ils dépassaient 10 millions de cellules/litre le 12 mai à la station DW 10. A cette dernière station, les conditions du milieu paraissent d'ailleurs très propices au développement des Dinoflagellés. Parmi les espèces présentes dans la baie, les plus abondantes ont été *Gonyaulax diacantha* [1] (Meunier) Schiller, *Gonyaulax catenata* (Lev.) Kofoid, *Prorocentrum micans* Ehrenberg. Ces espèces ont souvent été signalées dans les eaux saumâtres et la dernière a provoqué l'apparition d'eaux rouges dans la baie de Guanabara (Oliveira, 1950). Toutes trois sont connues dans le monde comme responsables de la formation de ces phénomènes.

Pendant la période de nos observations, les développements massifs de Dinoflagellés ont été assez rares (tabl. III). Ils étaient, de plus, très limités dans l'espace. Les Dinoflagellés représentent rarement plus de 10 % du phytoplancton. C'est au mois de mai qu'ils ont été les plus fréquents, la température plus élevée de l'eau convenant mieux à ces organismes thermophiles.

La proportion des Dinoflagellés a été, en général, un peu plus faible au niveau inférieur de la couche euphotique qu'en surface.

Ainsi, bien qu'ils aient constitué le plus souvent une faible part de la biomasse phytoplanctonique, les Dinoflagellés ont cependant joué un rôle important à plusieurs reprises en se développant intensément et en contribuant ainsi à la formation d'eaux rouges. Nous reviendrons sur ces phénomènes et leurs manifestations dans la baie.

1. Pour ce Dinoflagellé, Sournia (1973) propose un nouveau nom spécifique : *Gonyaulax verior*.

Flagellés (autres que les Dinoflagellés)

Bien que leur proportion soit très variable, les petits Flagellés nus constituent, dans la majorité des récoltes, une part importante de la biomasse phytoplanctonique (30 à 35 % en moyenne). Les populations ont été particulièrement denses dans le nord de la baie (fig. 4) où elles ont dépassé 10 millions de cellules/litre.

Comme les autres constituants du phytoplancton, ces organismes présentent des variations spatiales et temporelles de forte amplitude. Parmi eux, nous soulignerons la faible proportion des Coccolithophoridés qui, en général, ne dépassaient pas 5 %. Des proliférations de l'ordre de 1 million/litre on été tout à fait exceptionnelles.

En revanche, comme nous le verrons dans le paragraphe consacré aux eaux rouges, la baie semble favorable au développement d'un Phytoflagellé dans lequel le Pr. A. Hollande a reconnu une Chloromonadine appartenant vraisemblablement au genre *Chattonella* (étude taxinomique en cours). Les difficultés d'observations de cet organisme viennent de sa très grande fragilité. La fixation provoque en effet l'éclatement de la membrane périplastique qui limite la cellule. La coloration brun rougeâtre que ces Chloromonadines donnaient à l'eau en se multipliant intensément est due à la présence d'une xanthophylle masquant la chlorophylle.

Tableau III. — Principaux développements des espèces phytoplanctoniques (Cyanophycées exceptées) dans la baie de Guanabara en mai et juin 1978.

Date	Station	Espèces	Effectifs (millions de cellules/litre)
2 mai	MC 4	*Cyclotella* + *Thalassiosira*	4,4
2 mai	MC 3	*Cyclotella* + *Thalassiosira*	4,9
2 mai	DW 10	*Cyclotella* + *Thalassiosira*	12,6
2 mai	MCE 1	*Gonyaulax catenata*	1,8
		Gonyaulax diacantha	0,6
12 mai	MCE 1	*Cyclotella meneghiniana*	7,1
12 mai	DW 6	*Rhizosolenia fragilissima*	4,6
12 mai	MC 3	*Chaetoceros simplex*	0,8
12 mai	DW 10	Chloromonadines	19,4
		Gonyaulax diacantha	5,4
23 mai	DW 6	*Skeletonema costatum*	5,2
2 juin	MC 3	*Skeletonema costatum*	2,3
13 juin	DW 1	*Cyclotella meneghiniana*	13,1
		Chloromonadines	2,0
13 juin	MC 4	*Nitzschia closterium*	2,3
		Rhizosolenia fragilissima	3,2
13 juin	MC 3	*Nitzschia closterium*	1,8
		Rhizosolenia fragilissima	1,9
27 juin	MC 3	*Nitzschia* sp.	3,2
27 juin	MC 4	*Nitzschia* sp.	4,1
27 juin	DW 1	*Cyclotella meneghiniana*	16,2
		Nitzschia closterium	2,7

2. Mesure des pigments

Les analyses ont été faites à toutes les stations sur des échantillons d'eau de surface. Les quantités de chlorophylle *a* sont très importantes (fig. 4), mais principalement dans les zones nord et ouest où sont aussi les plus fortes concentrations en cellules : 45 mg m^{-3} à la station DW 10, le 12 mai, période correspondant à la formation d'eaux rouges. Pour ce même pigment, le maximum était à la station DW 1, le 6 juillet, avec 47,7 mg m^{-3}.

Dans la partie axiale de la baie (stations MC 3 et MC 4), ainsi qu'à proximité de son entrée (stations DW 5 et DW 6), les concentrations sont beaucoup moins importantes (fig. 4). La distribution quantitative de la chlorophylle *a* reflète encore l'hétérogénéité de la baie. Si on considère les moyennes mensuelles, on voit qu'elles sont très variables d'une station à l'autre. L'amplitude de variation de ces moyennes a été la suivante :

— en mai, de 4,78 mg m^{-3} (station DW 5) à 23,39 mg m^{-3} (station DW 10) ;
— en juin, de 4,29 mg m^{-3} (station DW 5) à 29,15 mg m^{-3} (station DW 1) ;
— en juillet, de 4,84 mg m^{-3} (station DW 8) à 22,65 mg m^{-3} (station DW 1).

On constate également d'importantes variations temporelles dont l'amplitude augmente quand on va de l'entrée de la baie à sa partie la plus interne (tabl. IV). Cette amplitude est maximale aux stations DW 1, MCE 1 et DW 10 où la chlorophylle *a* peut être plus de trois fois plus abondante à 10 jours d'intervalle.

Tableau IV. — Valeurs minimales et maximales de la chlorophylle *a* (mg m^{-3}) observées dans les eaux de surface, de mai à juillet 1978, aux 8 stations de la baie de Guanabara.

Station	Valeur minimale observée	Valeur maximale observée
DW 5	2,89	13,01
DW 6	3,42	10,47
MC 4	5,39	10,68
MC 3	1,0	13,90
DW 8	3,51	13,82
DW 10	12,15	47,38
DW 1	4,80	47,76
MCE 1	0,51	16,92

Des variations du même type ont été constatées par Galvão (1978) dans la baie de Santos, un peu plus au sud (24°S) et dans d'autres secteurs de même nature (Caperon et coll., 1971).

Dans la baie de Guanabara, un intervalle de temps de 3 h 30 à 4 h séparait la première prise d'échantillon d'eau, dans la zone nord de la baie, des dernières qui avaient lieu aux stations DW 6 et DW 5 vers la mi-journée. Il faut tenir compte de la variabilité horaire dans la concentration de la chlorophylle *a* en relation avec la variation de la radiation incidente (Ryther et Yentsch, 1957). Or, c'est précisément vers la mi-journée que l'accrois-

sement des pigments est susceptible d'être interrompu dans les régions où l'éclairement est intense, de sorte que les grandes différences existant dans la concentration de la chlorophylle entre le fond de la baie et près de son entrée peuvent encore être augmentées par le fait que les prises d'eau dans le secteur le moins riche sont faites précisément au moment de la journée où la chlorophylle *a* est probablement la moins abondante.

Les quantités de chlorophylle *a* sont beaucoup plus élevées dans la baie de Guanabara que celles trouvées plus au sud, sur la côte brésilienne, dans l'État de São Paulo.

Ainsi, dans un secteur également très côtier et bordé de mangroves comme la baie de Ubatuba (23°30 S), Teixeira (1973) signale des concentrations comprises entre 1,1 et 4,2 mg m^{-3}. Encore plus au sud, dans la région lagunaire de Cananeia (25°00 S), le même auteur (1969) obtient des concentrations allant de 3 à 14 mg m^{-3}, la plupart étant inférieures à 10 mg m^{-3}. Mais ce sont là des zones relativement peu atteintes par la pollution. En revanche, dans la baie de Santos où les eaux sont soumises à une forte pollution provenant d'industries ou de rejets domestiques, Galvão (1978) trouve jusqu'à 55,32 mg m^{-3}. Il semble même que, dans cette région, la concentration en chlorophylle *a* puisse atteindre 100 mg m^{-3} (Galvão, *ibid.*).

Les principaux pics chlorophylliens correspondaient à des proliférations de Diatomées appartenant aux genres *Cyclotella*, *Thalassiosira*, *Nitzschia*, *Skeletonema* ou à des multiplications de Chloromonadines et de Dinoflagellés du genre *Gonyaulax*, en particulier.

La quantité de chlorophylle n'est pas en relation avec l'abondance des Cyanophycées mais il faut souligner que le procédé d'extraction de pigments utilisé ne permettait probablement pas de recueillir ceux de ces algues.

La diversité pigmentaire a été estimée au moyen de l'indice D 430/D 663. Les absorptions à ces deux longueurs d'onde caractérisent bien l'importance respective de l'ensemble des pigments accessoires et de la chlorophylle *a*, principal pigment assimilateur. Selon Margalef (1960), cet indice irait de pair avec le stade de maturité des populations, les valeurs basses permettant de délimiter les zones les plus fertiles. C'est ce que montre le même auteur (1971, 1972), dans l'Atlantique africain, au large de la Mauritanie. Dans les mêmes parages, au niveau de la baie du Lévrier (21°N), Reyssac (1973) obtient des rapports souvent inférieurs à 2,5.

En raison de la grande richesse en phytoplancton de la baie de Guanabara, on pourrait s'attendre à trouver des indices bas. Or, ils sont relativement élevés, sauf pour certaines pêches particulièrement riches comme celles faites dans des eaux rouges où les indices sont de 2,3 à 3. A plusieurs reprises, ils ont même été inférieurs à 2, comme lors de floraisons de Diatomées du genre *Rhizosolenia*. Cependant, dans la majorité des prélèvements, l'indice a été voisin de 5. Il est en moyenne un peu plus faible aux stations DW 10 et DW 1 où nous avons déjà signalé de très denses populations phytoplanctoniques.

Dans ces eaux très riches en matières détritiques, ce rapport D 430/ D 663 reflète-t-il bien la structure du phytoplancton ?

La diversité pigmentaire que traduit ce rapport élevé va ici de pair avec une diversité spécifique que nous avons constatée, mais non chiffrée, dans les numérations cellulaires, estimant que cette méthode ne permettait pas d'identifier bon nombre de cellules au niveau de l'espèce. Sauf dans des cas assez rares de fortes dominances (*Nitzschia*, *Cyclotella*), les populations se composaient de trois ou quatre espèces bien représentées. Cette diversité spécifique peut donc expliquer en partie la diversité pigmentaire. Dans la baie, le rapport

dépasse souvent 6 et même 7. Si on fait une comparaison avec d'autres régions, on voit qu'en Méditerrannée, par exemple, dont on sait la pauvreté des eaux, ce rapport est rarement inférieur à 3 (TRAVERS, 1971). Il est compris entre 3 et 5 lors des poussées et, en dehors des périodes de multiplications cellulaires, il peut dépasser 10 et même 20 (TRAVERS, *ibid.*). Sur la côte catalane espagnole, les valeurs inférieures à 6 se rencontreraient seulement pendant la poussée printanière (SAN FELIU et MUNOZ, 1975). Des rapports si élevés seraient dus au fait que les pigments responsables de l'absorption à 430 nm appartiennent surtout au tripton (TRAVERS, 1971), ou à une importante proportion d'agrégats organiques (JACQUES, 1969). C'est ce que nous nous proposons de vérifier dans la baie de Guanabara grâce à un traitement par acidification.

3. Mesure de la production primaire

Les résultats fournis par cette méthode confirment la grande richesse de la baie. Il faut cependant souligner que l'expérience a été effectuée dans les eaux de la baie de Botafogo que les numérations de cellules sédimentées et les dosages de pigments désignent comme les moins riches. On peut donc considérer, à priori, que les quantités de carbone assimilé par le phytoplancton en ce même point sont les plus faibles que l'on peut rencontrer dans la baie (tabl. V).

TABLEAU V. — Quantités de carbone assimilé en surface et au fond à la station DW 5 (mg C m^{-3} j^{-1}). Estimations de la productivité de l'ensemble de la couche d'eau (mg C m^{-2} j^{-1}).

DATE	mg C m^{-3} jour		mg C m^{-2} jour
	Surface	Fond	
4 mai	401,73	35,01	1 090
12 mai	1 134,23	64,92	2 997
23 mai	321,91	2,73	807
2 juin	452,60	66,78	1 295
13 juin	500,19	53,51	1 382
27 juin	937,81	31,60	2 420
6 juillet	491,86	124,62	1 287
13 juillet	1 374	85,57	3 647

En surface, les moyennes mensuelles sont supérieures à 600 mg C m^{-3} j^{-1}, c'est-à-dire qu'elles sont du même ordre que les valeurs maximales trouvées dans les eaux les plus riches de la côte mauritanienne (baie du Lévrier), dont la fertilité est parmi les plus élevées du monde (REYSSAC, 1973, 1975, 1977). En nous limitant à des eaux très côtières comme celles que nous étudions ici, signalons que sur le littoral brésilien, TEIXEIRA (1973) indique, pour la zone de Ubatuba, des productions allant de 1,01 à 28,16 mg C m^{-3} h^{-1}, ce qui donnerait, en extrapolant à la journée solaire, une quantité maximale de carbone de 337,92 mg C m^{-3}. Les maxima à Ubatuba correspondraient ainsi aux minima dans la baie de Botafogo.

Dans la région de Cananeia, le même auteur (1969) signale une valeur maximale excep-

tionnelle de 92,52 mg C m^{-3} h^{-1} (soit environ 1 100 mg C m^{-3} j^{-1}) dans un marigot. Or, de telles quantités ne paraissent pas rares dans la baie de Guanabara (tabl. V). Enfin, dans la baie de Santos, Galvão (1978) indique des variations comprises entre 242 et 2354 mg C m^{-3} j^{-1} en hiver, entre 524 et 6 344 mg C m^{-3} j^{-1} en été. Nos résultats sont comparables à ceux de ce dernier auteur qui a travaillé dans un milieu similaire du point de vue du degré de pollution.

Il semble donc qu'on puisse considérer de telles productions comme caractéristiques de régions eutrophiques.

A la limite inférieure de la couche euphotique, les productions sont encore très élevées. A partir des résultats obtenus à ce niveau et en surface, on peut faire une estimation [1] de la production totale de l'ensemble de la couche d'eau en ce point (tabl. V). Celle-ci atteindrait 3,6 g C m^{-2} j^{-1}, c'est-à-dire qu'elle serait de l'ordre de grandeur des maxima mondiaux.

4. **Les eaux rouges dans la baie de Guanabara**

La formation d'eaux rouges dans la baie a été observée depuis longtemps. Faria et Cunha (1917) sont les premiers à décrire le phénomène dans ces parages. L'espèce responsable serait le Dinoflagellé *Glenodinium trochoideum* Stein (rattaché maintenant au genre *Srippsiella* Loeblich par Sournia, 1973). D'après ces auteurs, cette espèce apparaît fréquemment dans la baie, parfois en grand nombre, et dans ce cas, donne à l'eau une coloration rouge. Ils notent que ce phénomène se manifeste principalement dans les couches les plus superficielles, dans des endroits où la profondeur est faible et les eaux calmes. Quand la prolifération est intense, Faria et Cunha (*ibid.*) constatent d'importantes mortalités de poissons (*Sardinella, Mugil*). Ce fut le cas en juin 1913.

D'autre part, Oliveira (1950) signale aussi de fortes mortalités de poissons (sardines) et crustacés en août 1946 et avril 1948. Selon cet auteur, les eaux rouges dans la baie seraient aussi provoquées par la prolifération de *Prorocentrum micans*, comme en juin et juillet 1949 où le phénomène avait duré 7 à 10 jours.

Il est certain que la baie de Guanabara est un secteur propice à la formation d'eaux rouges puisque ces dernières apparaissent principalement dans des eaux chaudes, calmes et riches en éléments nutritifs. Le fait que le degré de pollution ait fortement augmenté depuis les observations de Faria et Cunha ne peut que favoriser leur apparition. En effet, on sait que la pollution peut avoir un effet sur le développement des espèces, comme le souligne Iwasaki (1973) qui constate une étroite relation entre l'apparition des marées rouges et le niveau d'eutrophisation des eaux. Des substances métalliques comme le fer et le manganèse ou organiques (dérivés d'acides nucléiques, par exemple) provoquent une croissance explosive de certaines espèces.

Nous avons déjà signalé que, pendant la période de nos observations, des phénomènes d'eaux rouges s'étaient manifestés à plusieurs reprises. Ils se sont situés dans les parages de la station DW 10 (fig. 1) et dans la partie nord de la baie où nous avons observé plusieurs taches d'eaux colorées en brun rouge. C'est à la station DW 10 qu'ont été trouvées les populations les plus denses (tabl. VI). Le 12 mai, une large tache, très fortement colorée en rouge-brun, occupait tout le secteur compris entre la bordure sud de l'île do Governador

1. Cette estimation, très approximative, est représentée par la moyenne des productions en surface et au fond multipliée par la distance (en mètres) séparant les deux niveaux.

et la côte (fig. 1). Malgré la grande abondance des Dinoflagellés (> 10 millions/litre), et en particulier de *Gonyaulax diacantha* (5,4 millions/litre), il semble que la coloration de l'eau soit à attribuer surtout à la pullulation d'un Phytoflagellé du groupe des Chloromonadines qui atteignait près de 20 millions de cellules/litre. Le 27 juin, un phénomène identique se produisait dans les mêmes parages. La population comprenait de nombreux Dinoflagellés (4,4 millions/litre) et 17 millions/litre de Chloromonadines. Parmi les Dinoflagellés, *Prorocentrum micans* atteignait 800 000 cellules/litre. C'est à cette station que la coloration de l'eau a été la plus intense. Les eaux rouges observées dans le nord de la baie étaient moins riches en organismes. Ainsi, à la station DW 1 le 6 juillet, on dénombrait 3,6 millions de Chloromonadines/litre et, le 13 juin, 1,9 millions/litre. Ces organismes sont apparus fréquemment aux autres stations de la baie mais, ou bien à raison de quelques exemplaires isolés, ou bien en quantité trop faible pour provoquer un changement dans la coloration de l'eau.

Il faut signaler qu'aucune mortalité de poissons n'a suivi l'apparition de ces eaux rouges bien que la toxicité des Chloromonadines ait été mise en cause par Subrahmanyan (1954) pour expliquer une importante mortalité de poissons, mollusques et crustacés sur la côte ouest des Indes.

Le fait que nous n'ayons pas constaté de mortalité de poissons dans la baie de Guanabara est probablement dû au fait que les eaux rouges y étaient très localisées, ce qui donnait aux organismes marins mobiles la possibilité de s'en éloigner.

Ajoutons enfin que, malgré leur grande abondance dans la baie, les Cyanophycées n'ont pas provoqué de changement dans la coloration de l'eau.

Tableau VI. — Principales caractéristiques des eaux rouges rencontrées dans la baie de Guanabara de mai à juillet 1978.

Station	Date	Nombre total de cellules (millions/litre)	Principaux constituants	Chloroph. *a* (mg/m3)	Indice D 430 / D 663	Observations
DW 10	12-05	48	Chloromonadines *G. diacantha* *P. micans* Diatomées	45,3	3,34	très forte coloration
DW 10	27-06	45	Chloromonadines Nombreuses espèces de Dinoflagellés (*Peridinium*, *Prorocentrum*)	47,3	2,42	très forte coloration
DW 1	06-07	7	Chloromonadines Cyanophycées	47,7	2,99	faible coloration
DW 1	13-06	25	Chloromonadines Cyanophycées Diatomées	37,1	4,30	très faible coloration

B. — Secteur océanique au large d'Ipanema

1. **Numérations des cellules**

Elles ont été faites à partir d'échantillons d'eau provenant de la surface et du niveau inférieur de la couche euphotique.

Les résultats montrent que le phytoplancton est beaucoup moins abondant que dans la baie (fig. 4) malgré la position très côtière des stations et la proximité de l'égout sous-marin dont on pouvait attendre une influence sur le développement des organismes. Comme dans la baie, c'est en juin que les effectifs sont les plus importants. Ils ont atteint 7,5 millions de cellules/litre. Mais de telles abondances sont très rares et, en général, les populations ont moins de 1 million de cellules.

On constate (fig. 4) que les effectifs au point 2 F sont un peu plus denses qu'au point 1 D bien que cette dernière station soit plus exposée aux influences de l'égout.

Le phytoplancton est aussi parfois plus abondant au niveau inférieur de la couche euphotique qu'en surface mais, en moyenne, les différences sont faibles (tabl. VII).

Cyanophycées

Contrairement à ce qui avait été observé dans la baie où ces organismes pullulent, les Cyanophycées sont ici peu nombreuses : de 1,2 à 1,5 million de filaments/litre en surface, mais, généralement, elles ne dépassent pas 1 million. Elles sont un peu plus abondantes au fond de la couche éclairée (tabl. VII), la différence avec la surface étant parfois assez grande. C'est d'ailleurs à ce niveau profond que les plus fortes proliférations ont eu lieu (jusqu'à 8,6 millions de filaments/litre).

Les différences entre les deux stations peuvent être assez importantes, que ce soit en surface ou dans la couche sub-superficielle. Comme dans la baie, c'est pendant le mois de juin que les plus forts développements se sont manifestés (fig. 4).

Diatomées

La proportion des Diatomées a été très variable : de 4 à 72 % des effectifs et, en général, de 20 à 40 %. Même dans le cas où leur proportion est élevée, elles ne forment pas d'aussi importantes populations que dans la baie.

En surface, le maximum a été de 1,6 million de cellules/litre mais on compte moins de 1 million de cellules/litre dans la majorité des prélèvements, les peuplements étant le plus souvent un peu plus denses à la station la plus éloignée de la côte. Aucune floraison importante ne s'est manifestée à la station la plus proche de la sortie de l'égout.

Au niveau inférieur de la couche euphotique, nous avons, à plusieurs reprises, constaté des proliférations de Diatomées aux deux stations (tabl. VII) : jusqu'à 2,7 millions de cellules/litre à la station 1D, de 1,6 à 3,8 millions à la station 2F. Le fait que ces développements se produisent aussi dans la zone qui est hors de l'influence des eaux usées de l'égout indique bien que ce dernier n'est pas le facteur ou plutôt le seul facteur responsable de ces multiplications.

Dinoflagellés

Les comptages font apparaître leur très faible participation à la biomasse végétale totale (moins de 4 %). Dans les échantillons d'eau examinés, les Dinoflagellés n'étaient

présents qu'à raison de quelques exemplaires isolés. Ils n'ont pas dépassé 100 000 cellules/litre. Au niveau inférieur de la couche euphotique, ils sont aussi clairsemés qu'en surface.

Des proliférations intenses donnant lieu à des eaux rouges ont cependant été signalées dans cette région. L'espèce responsable, *Exuviaella apora*[1] Schiller aurait atteint 8,5 millions de cellules/litre (Rodrigues de Britto, 1978).

Flagellés

Ce sont, avec les Diatomées, les principaux constituants du phytoplancton. Ils représentent plus de 50 % des effectifs dans la grande majorité des prélèvements. En surface, nous avons noté de très forts développements voisins de 5 millions de cellules/litre, le maximum se situant à la station 2F le 29 juin avec 6,3 millions de cellules.

Ces organismes prolifèrent aussi au niveau inférieur de la couche euphotique où, aux deux stations, les effectifs étaient du même ordre qu'en surface.

Aucun « bloom » de Chloromonadines n'a été rencontré mais ces Phytoflagellés étaient cependant présents dans beaucoup de pêches à raison de quelques exemplaires.

La proportion des Coccolithophoridés est restée, le plus souvent, inférieure à 10 %.

Tableau VII. — Moyennes mensuelles de l'ensemble des cellules sédimentées en surface et au niveau inférieur de la couche euphotique, au large d'Ipanema, de mai à juillet 1978 (résultats en millions de cellules/litre).

Station		Moyenne mai	Moyenne juin	Moyenne juillet
Ensemble du phytoplancton (Cyanophycées exceptées)				
2F	Surf.	5,4	4,7	1,4
	Prof.	7,7	4,0	3,7
1D	Surf.	6,2	2,4	0,9
	Prof.	0,5	3,9	0,5
Cyanophycées				
2F	Surf.	0,2	0,8	0,9
	Prof.	0,2	0,8	1,7
1D	Surf.	0,1	0,4	0,04
	Prof.	0,2	3,7	0,5
Diatomées				
2F	Surf.	0,3	0,8	0,8
	Prof.	0,3	0,7	3,2
1D	Surf.	0,2	0,3	0,2
	Prof.	0,1	1,0	0,3

1. Cette espèce est rattachée par Sournia (1973) au genre *Prorocentrum*.

2. Mesures des pigments

Ces mesures ont été faites dans les eaux de surface.

Par comparaison avec la baie, les concentrations en chlorophylle *a* paraissent très faibles puisqu'elles sont rarement supérieures à 1 mg m^{-3}. Les moyennes mensuelles (fig. 4), comprises entre 0,5 et 1 mg m^{-3} sont comparables à celles trouvées dans d'autres régions littorales tropicales. En Côte d'Ivoire, par exemple, sur les fonds de 25 m, Reyssac (1970) trouve une moyenne annuelle de 0,55 mg m^{-3}. Dans les eaux côtières de Madagascar, Sournia (1968) obtient des valeurs comparables.

Les variations temporelles aux deux stations ont été relativement importantes si l'on considère le court laps de temps étudié : de 0,23 à 1,55 mg m^{-3} à la station 1 D, de 0,18 à 1,47 mg m^{-3} à la station 2 F. L'évolution quantitative de la chlorophylle *a* est la même aux deux stations.

Le rapport pigmentaire D 430/D 663 était compris entre 4,65 et 7,23 avec une moyenne voisine de 5,5. Il est très semblable aux deux stations. Dans ces eaux beaucoup moins riches en matière détritique que celles de la baie, on peut estimer que cet indice est plus représentatif des caractéristiques structurales du phytoplancton. Il traduirait ainsi une activité moyenne des cellules, mais nos résultats sont encore trop limités dans le temps pour que nous puissions tirer une conclusion définitive.

L'ensemble de nos observations permet cependant de constater qu'aucune prolifération très abondante de phytoplancton n'a eu lieu dans ce secteur. Les valeurs sont du même ordre que celles qu'on obtient généralement dans des eaux côtières tropicales non soumises à des affleurements mais recevant des influences continentales fertilisantes. Ici, l'influence fertilisante paraît plus imputable à la proximité de la baie de Guanabara qu'à une action locale provoquée par l'égout sous-marin. Nos observations et nos conclusions rejoignent donc celles déjà faites antérieurement (Rodrigues de Britto, 1978), à savoir que les populations phytoplanctoniques n'ont pas subi de modifications vraiment significatives malgré la quantité de matière organique rejetée dans cette zone par cet égout.

Discussion et conclusions

Dans ce premier travail sur la baie de Guanabara (État de Rio de Janeiro, Brésil) et le secteur océanique voisin, nous avons voulu donner un aperçu de l'importance quantitative du phytoplancton et de ses variations dans l'espace et le temps dans des milieux caractérisés par une forte pollution. Les observations, qui s'échelonnent de mai à juillet 1978, ont été faites tous les dix jours en huit stations réparties dans l'ensemble de la baie et en deux stations situées dans les eaux océaniques à proximité de la sortie de la baie, au large d'Ipanema.

Examinons successivement les résultats obtenus dans chacun de ces deux secteurs.

Baie de Guanabara

D'une superficie de 400 km^2, cette baie est soumise à une intense pollution provoquée par des résidus industriels et domestiques qui ont profondément modifié son milieu.

Pendant la période de nos observations, la température des eaux a été assez homogène (22 à 24°C) mais les salinités, en revanche, ont été très variables suivant les stations et suivant l'état de la marée. Elles sont voisines de 34°/₀₀ à l'entrée de la baie alors que la partie la plus interne est occupée par des eaux saumâtres (< 30°/₀₀). La faible amplitude des marées (0,5 à 1,3 m), et l'étroitesse de l'entrée de la baie (1 600 m), font que ce secteur est assez isolé des influences du large et que ses eaux sont relativement peu renouvelées.

Du fait de la très grande quantité de matière en suspension (souvent plus de 10 mg/l), la couche euphotique est peu épaisse. Dans la partie de la baie la plus éloignée de l'océan, elle est de 1 à 2,5 m alors qu'elle peut dépasser 5 m dans sa partie la plus méridionale.

La concentration en oxygène dissous a été généralement comprise entre 4 et 6 ml/l.

Les eaux les plus riches en phosphates sont celles du nord de la baie où les teneurs ont parfois dépassé 1 µg at/l.

Les résultats de comptages de cellules sédimentées et des dosages de la chlorophylle *a* traduisent une richesse exceptionnelle en phytoplancton. Des populations dépassant 10 millions de cellules/litre sont fréquentes. Les Cyanophycées, qui présentent des développements considérables (jusqu'à 45 millions de filaments/litre), constituent, en général, l'essentiel de la biomasse phytoplanctonique. Les Diatomées forment aussi des peuplements très denses (> 5 millions de cellules/litre et jusqu'à près de 27 millions dans le nord de la baie). Elles appartiennent principalement aux genres *Cyclotella*, *Thalassiosira*, *Skeletonema* et *Nitzschia*. Bien que les Dinoflagellés aient été peu représentés dans la majorité des récoltes, ils ont cependant pris une importance considérable, à plusieurs reprises (près de 11 millions de cellules/litre), surtout dans les zones les plus calmes de la baie où ils ont contribué à la formation d'eaux rouges. *Gonyaulax diacantha*, *Gonyaulax catenata* et *Prorocentrum micans* ont été particulièrement abondants.

Les conditions naturelles dans la baie (eaux chaudes et calmes) sont déjà propices à l'apparition d'eaux rouges mais le risque se trouve encore accru par l'apport d'éléments nutritifs dus à la pollution. Ces conditions ont favorisé la pullulation d'un Phytoflagellé du groupe des Chloromonadines dont la concentration a été proche de 20 millions de cellules/litre. Ce sont surtout ces organismes, et non les Dinoflagellés, qui ont provoqué l'apparition d'eaux rouges pendant la période étudiée.

Les conditions exceptionnellement favorables au développement du phytoplancton dans la baie font que, même lorsqu'elles sont très denses (plus de 20 millions de cellules/litre), les populations sont assez diversifiées du point de vue spécifique. La théorie générale qui veut que les peuplements riches en individus soient, en revanche, pauvres en espèces, ne se vérifie pas ici. Dans le cas des eaux rouges, par exemple, qu'il est classique de décrire comme des communautés monospécifiques ou très pauvres en espèces, nous avons au contraire dans la baie une assez grande diversité spécifique avec un mélange de Chloromonadines, de Dinoflagellés, de Diatomées et de Cyanophycées, chacun de ces groupes étant représenté par plusieurs millions d'individus. Le fait qu'il n'apparaisse pas de phénomène de compétition entre les espèces montre que chacune d'elles trouve des conditions optimales à sa multiplication. Ceci reflète bien le caractère particulièrement propice du milieu.

Comme on pouvait s'y attendre, les concentrations en chlorophylle *a* sont très élevées, surtout dans le nord de la baie où elles dépassent fréquemment 20 mg m^{-3}. La valeur maximale (47,7 mg m^{-3}) correspondait à un prélèvement fait dans les eaux rouges.

Le rapport des densités optiques à 430 et 663 nm de longueur d'onde, qui est en général voisin de 5, peut paraître élevé pour une région de haute fertilité. Ceci peut s'expliquer en partie par une diversification qualitative des pigments qui accompagne la diversification spécifique du phytoplancton, mais il semble que ce soit la quantité importante de matière détritique en suspension dans l'eau qui en soit surtout responsable. Dans le milieu très particulier de la baie, il ne semble pas que cet indice traduise bien les propriétés dynamiques du phytoplancton.

L'importance des populations phytoplanctoniques ressort aussi des résultats des mesures de la production primaire (méthode du 14 C « in situ ») obtenus dans la baie de Botafogo. Bien que les eaux soient ici les moins riches de toute la baie, la production primaire est très élevée : moyennes mensuelles supérieures à 600 mg C m^{-3} j^{-1}. Le maximum observé était de 1374 mg C m^{-3} j^{-1}. Des valeurs aussi fortes peuvent difficilement être rapprochées des résultats obtenus dans d'autres régions côtières tropicales non soumises à une si intense pollution. Nous les considérons comme caractéristiques de milieux transformés ainsi que cela a déjà été dit, plus au sud, pour la baie de Santos, dont le degré de pollution est comparable à celui de la baie de Guanabara.

En ce qui concerne les variations temporelles, on constate que l'amplitude augmente quand on va de l'entrée de la baie à la zone la plus interne.

L'abondance exceptionnelle des cellules dans la baie peut être tenue comme caractéristique d'une région eutrophique.

Secteur océanique au large d'Ipanema

Le but du travail était de voir si le déversement du grand égout sous-marin d'Ipanema avait un effet sur le développement du phytoplancton. Il nous paraît toutefois indispensable de ne pas dissocier l'étude de ce secteur de celle de la baie de Guanabara, toute proche, et dont l'influence sur la zone océanique au large d'Ipanema doit être prise en compte. L'égout sous-marin n'est donc pas ici la seule source d'enrichissement susceptible de provoquer une augmentation de l'activité du phytoplancton.

Cette partie de la côte brésilienne est occupée par des eaux de mélange (eaux côtières, tropicales et sub-tropicales). L'influence côtière se traduit par une certaine dessalure en surface (35-35,5‰). Les températures sont de 22 à 24°C. Par suite de la faible quantité de matière en suspension ($<$ 5 ml/l), l'épaisseur de la couche euphotique est importante : 18 et 26 m en moyenne respectivement aux deux stations. Les concentrations en oxygène dissous sont généralement proches de 5 ml/l. Les quantités de phosphates sont relativement faibles si on les compare à celles de la baie : 0,20 à 0,25 µg at/l.

Aucun phénomène d'affleurement ne se manifeste ici.

La densité des peuplements est bien moindre que dans la baie. Dans la majorité des prélèvements, ils ne dépassent pas 1 million de cellules/litre. Le plus souvent, les Cyanophycées ont des effectifs du même ordre. Les Flagellés, parmi lesquels ont été rencontrés quelques exemplaires de Chloromonadines et les Diatomées sont les principaux constituants du phytoplancton. Les proliférations, qui ont un caractère beaucoup plus atténué que dans la baie, se sont surtout manifestées au niveau inférieur de la couche euphotique (jusqu'à 8,6 millions de filaments/litre pour les Cyanophycées et jusqu'à 3,8 millions de cellules/litre pour les Diatomées.

A la station la plus soumise au déversement de l'égout, le développement du phytoplancton n'était pas plus important qu'à la station la plus éloignée.

Les Dinoflagellés ont été rares dans l'ensemble des récoltes.

Les concentrations en chlorophylle *a* semblent également très faibles par rapport à celles de la baie (moins de 1 mg m^{-3}).

Ces résultats quantitatifs sont comparables à ceux qu'on peut obtenir dans des régions littorales tropicales soumises à des influences continentales provenant de sources variées. Ici, ces influences fertilisantes proviennent de l'égout d'Ipanema, de la lagune de Freitas et de la baie de Guanabara.

Malgré ces apports, l'abondance des populations phytoplanctoniques ne semble pas avoir subi de modifications significatives.

Ce travail sur le phytoplancton, dont nous venons de donner les résultats préliminaires, doit être poursuivi afin de faire connaître l'évolution quantitative des organismes dans ces deux régions au cours d'un cycle annuel.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Anonyme, 1966. — Determination of photosynthetic pigments in sea-water. Monogr. oceanogr. Methodol. Unesco, **1** : 69 p.

Caperon, J., S. A. Catell, et J. Kranti, 1971. — Phytoplancton kinetics in a subtropical estuary : eutrophication. *Limnol. Oceanogr.*, **16** (4) : 599-607.

Doty, M. S., et M. Oguri, 1957. — Evidence for a photosynthetic daily periodicity. *Limnol. Oceanogr.*, **2** : 37-40.

Faria, J. G., et A. M. Cunha, 1917. — Estudos sobre o microplancton da baía de Rio de Janeiro e suas imediações. *Mems Inst. Oswaldo Cruz*, **9** (1) : 68-93.

Galvão, S. M., 1978. — Produção primaria da baía de Santos, estado de São Paulo. Aspectos sobre a eficiencia fotossintetica num ambiente marinho poluido. Tese mestrado, univ. São Paulo, Inst. océanogr. : 1-53.

Iwasaki, H., 1973. — Pollution marine d'origine organique et marées rouges dans la mer Intérieure. *Bull. Soc. franco-jap. océanogr.*, **11** (2) : 113-118.

Jacques, G., 1969. — Aspects quantitatifs du phytoplancton de Banyuls-sur-Mer (golfe du Lion) III. Diatomées et Dinoflagellés de juin 1965 à juin 1968. *Vie et Milieu*, B, **20** (1) : 81-126.

Marchand, M., et E. Duursma, 1975. — Résidus de DDT et de polychlorobiphenyles (P.C.B.). Identification et dosage dans les moules et le plancton de la côte nord-ouest méditerranéenne. *Bull. Un. océanogr. Fr.*, **7** (1-2) : 21-24.

Margalef, R., 1960. — Valeur indicatrice de la composition des pigments du phytoplancton sur la productivité, composition taxonomique et propriétés dynamiques des populations. *Rapp. Commn int. mer Médit.*, **15** (2) : 277-281.

— 1971. — Una campaña oceanografica del « Cornide de Saavedra » en la región del afloramiento del noroeste africano. *Investigación pesq.*, **35** (supl.) : 1-39.

— 1972. — Hidrografia de la región del afloramiento del noroeste de Africa. *Res. Exp. Cient. B/O Cornide*, **1** (supl.) *Investigación pesq.* : 1-21.

Moreira, G. S., 1976. — Sobre o migração vertical diaria do planeton ao largo de Santos, estado de São Paulo, Brasil. *Bolm Inst. Oceanogr.* São Paulo, **25** (1) : 55-76.

Oliveira, L. H. P., 1950. — Levantamento biogeografico da baía de Guanabara. *Mems Inst. Oswaldo Cruz*, **48** : 363-391.

Reyssac, J., 1970. — Phytoplancton et production primaire au large de la Côte d'Ivoire. *Bull. Inst. fond. Afr. noire*, sér. A, **32** (4) : 869-981.

— 1973. — Aspect quantitatif du phytoplancton de la baie du Lévrier (Mauritanie). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., no 149, Écologie générale 5 : 101-112.

— 1975. — Évolution quantitative du phytoplancton de la baie du Lévrier de septembre à novembre 1973. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér. no 328, Écologie générale 26 : 69-79.

— 1977. — Hydrologie, phytoplancton et production primaire de la baie du Lévrier et du banc d'Arguin. *Bull. Inst. fond. Afr. noire*, sér. A, **39** (3) : 487-554.

Rodrigues de Britto, E., 1978. — Monitoragem do emissário submarino de esgotos de Ipanema. Notas de aulas (non publié). Curso de extensão, univ. Santa Úrsula, Rio de Janeiro, julho 1978 : 58 p. ronéo.

Ryther, J. H., et C. S. Yentsch, 1957. — The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data. *Limnol. Oceanogr.*, **2** (3) : 281-286.

San Feliu, J. M., et F. Munoz, 1965. — Hidrografia y plancton del puerto de Castellon, de junio de 1961 a enero de 1963. *Investigación pesq.*, **28** : 3-48.

Sieburth, J. M. N., et D. M. Pratt, 1962. — Anticoliform activity of the sea water associated with the termination of *Skeletonema costatum* blooms. *Trans. N. Y. Acad. Sci.*, ser. 2, **24** : 498-501.

Signorini, S. R., 1976. — Contribuição ao estudo da circulação e do transporte de volume da corrente do Brasil entre o Cabo de São Tomé e a Baía de Guanabara. *Bolm Inst. Oceanogr.* São Paulo, **25** (2) : 157-220.

Sournia, A., 1968. — Variations saisonnières et nycthémérales du phytoplancton marin et de la production primaire dans une baie tropicale, à Nossy Bé (Madagascar). *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, **53** (1) : 1-76.

— 1973. — Catalogue des espèces et taxons infraspécifiques de Dinoflagellés marins actuels publiés depuis la révision de J. Schiller. I. Dinoflagellés libres. *Nova Hedwigia*, **48** : 1-92.

Subrahmanhan, R., 1954. — On the life and ecology of *Hornellia marina gen.* et *sp. nov.* (Chloromonadine) causing green discoloration of the sea and mortality among marine organisms off the Malabar Coast. *Indian J. Fish.*, **1** : 183-206.

Teixeira, C., 1969. — Estudo sobre algumas caracteristicas do fitoplancton da região de Cananeia e o seu potencial fotossintetico. Tese Doc. Univ. São Paulo : 1-43.

— 1973. — Preliminary studies of primary production in the Ubatuba region (Lat. 23°30′ S-Long. 45°06′ W) Brasil. *Bolm Inst. Oceanogr.*, São Paulo, **22** : 49-58.

Teixeira, C., et M. B. Kutner, 1961. — Contribuição para o conhecimento das diatomaceas da região de Cananeia. *Bolm Inst. Oceanogr.* São Paulo, **11** (3) : 41-74.

Travers, M., 1971. — Le microplancton du golfe de Marseille : étude quantitative, structurale et synécologique ; variations spatio-temporelles. Thèse Doc. État, Fac. Sci. Marseille, A. O. 3511 : 1-595.

Yoshida, T., 1973. — Bioconcentration dans les Diatomées marines. *Bull. Soc. franco-jap. océanogr.*, **11** (2) : 99-102.

Manuscrit déposé le 19 juin 1979.

Le Comité de Rédaction du Bulletin du Muséum *remercie les spécialistes qui ont bien voulu prêter leur concours pour le choix et l'examen critique des manuscrits reçus au cours de l'année 1979.*

N. Hallé, MNHN, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue Buffon, 75005 Paris.

J.-L. Hamel, MNHN, Laboratoire de Biologie végétale appliquée, 61, rue Buffon, 75005 Paris.

G. Jacques, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer.

S. Jovet, MNHN, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris.

J.-F. Leroy, MNHN, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue Buffon, 75005 Paris.

F. Magne, Laboratoire de Biologie végétale marine, Université de Paris-VI, 4, place Jussieu, 75005 Paris.

D. Molho, MNHN, Laboratoire de Chimie appliquée aux corps organisés, 63, rue Buffon, 75005 Paris.

Achevé d'imprimer le 18 avril 1980

IMPRIMERIE NATIONALE

9 564 004 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., 42 (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.